

Storskarvens (*Phalacrocorax carbo sinensis*) effekt på  
evertebratsamhällets taxonomiska och funktionella diversitet  
och struktur

Jenny Wikström  
Pro gradu-avhandling  
Miljö- och marinbiologi  
Fakulteten för naturvetenskaper och teknik  
Åbo Akademi  
Våren 2020

**Åbo Akademi**

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik  
Miljö- och marinbiologi

Wikström, Jenny  
2020

**Storskarvens (*Phalacrocorax carbo sinensis*) effekt på evertebratsamhällets taxonomiska och funktionella diversitet och struktur**

Pro gradu-avhandling, 61s (+ bilaga).

Nyckelord: storskarv, infauna, epifauna, funktion, egenskap, top-down, bottom-up, Östersjön, ekosystem, guano

---

**Abstrakt**

Storskarven, *Phalacrocorax carbo sinensis*, har ökat signifikant i Östersjön sedan 1990-talet och kan påverka både enskilda arter och hela ekosystem, samt bidra till förändringar i miljön. Ytterligare kan storskarven reglera de närliggande systemen via en så kallad bottom-up eller top-down effekt. Storskarvens guano är mycket näringsrik och när den sköljs ner i de omgivande vattenmassorna, kan den ha stora effekter på organismer som lever runt kolonierna, däribland bottenlevande evertebrater. Marina evertebrater spelar en viktig roll i Östersjöns ekosystem, genom de ekosystemtjänster och -varor som de bidrar med till systemen. Tidigare studier har behandlat storskarvens effekt på fisksamhällen, akvatiska makrofyter och till viss del epifauna. Däremot har inga studier utförts på storskarvens effekt på infauna. I denna avhandling provtogs därför infaunasamhället i tre områden i Egentliga Finland, med en parvis provtagningsdesign av skarvkolonier och kontrollöar, för att studera storskarvens effekt. Miljövariabler uppmättes för att förklara potentiella skillnader i samhällena. Dessutom analyserades tidigare insamlade epifaunadata från år 2012. En bra metod för jämförandet av samhällen är att studera taxonomiska skillnader. Om man ytterligare inkluderar arternas funktion, d.v.s. egenskaper, får man däremot en bredare helhetsbild av storskarvens effekt på evertebratsamhällena. Detta gjordes genom att använda en så kallad egenskapsanalys (eng. Biological trait analysis, BTA). För infaunasamhället observerades en lägre total abundans vid kolonier än vid kontroller. Utöver detta varierade infaunasamhället både funktionellt och taxonomiskt endast mellan provtagningsområden och de uppmätta miljövariablerna kunde uteslutande kopplas till skillnader mellan områden. Därmed kan man konstatera att infaunasamhället inte påverkades av storskarven genom en bottom-up effekt, varken funktionellt eller taxonomiskt. Istället kan den lägre abundansen av infauna eventuellt förklaras av en top-down effekt förorsakad av storskarven, men flera studier med specifikt fokus på en top-down effekt krävs för att säkerställa detta. För epifaunasamhället observerades en tydlig skillnad i den funktionella rikedom mellan kolonier och kontroller, med en variation i födo-, storleks- och rörelserelaterade egenskaper. Således bidrar denna avhandling till att fylla en del kunskapsluckor om storskarvens inverkan på bottenfaunan i Östersjöns ekosystem, men fortsatta studier behövs.

**The effects of the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) on the taxonomic and functional structure and diversity of the invertebrate community**

Master's thesis, 61pp (+ appendix).

Key words: great cormorant, infauna, epifauna, function, traits, top-down, bottom-up, the Baltic Sea, ecosystem, guano

---

**Abstract**

The population of the great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*, has increased significantly in the Baltic Sea since the 1990s and the cormorant can have effects on both single species and entire ecosystems, through top-down or bottom-up regulation. The guano of the great cormorant is extremely rich in nutrients, and when it is washed into the environment, it can have great effect on the organisms living around the colonies, such as benthic invertebrates. These benthic invertebrates play an important role in the marine ecosystem by providing diverse ecosystem services and functions. Previous studies have found effects on fish and epifauna communities, but no research has been conducted on the effects of the great cormorant on infauna. Therefore, a paired sampling design was used in this study to compare the infauna communities between cormorant colonies and control sites, in three different areas in the Archipelago Sea, to explore the effects of the great cormorant. Environmental factors were also explored to see how they contributed to the structure of the communities. Additionally, epifauna data from 2012 was analyzed. Comparison of taxonomic differences in structure and diversity is a good way to compare communities. However, if analysis of functional traits is included, a more complete picture of the effects on the functionality of the organisms and the invertebrate community can be achieved. For this purpose, biological trait analysis (BTA) was used. We found that the total abundance of infauna was higher in control sites than colony sites, and that the community composition varied taxonomically and functionally between areas but not between colonies and controls. Furthermore, the environmental variables such as nutrient content and organic content, were highly site-dependent, hence not contributing to the difference between colony and control islands. These results suggest that the great cormorant possibly negatively affects the infauna community in terms of total abundance, through a top-down effect. However, more studies with focus on this topic are needed to conclude this with certainty. The epifauna community varied functionally between colonies and controls, both in terms of diversity and structure, with differences in feeding, size and mobility related traits. These differences can be the result of a bottom-up effect but due to insufficient environmental variables for the epifauna, this cannot be concluded with high certainty. Thus, this project contributes to filling some knowledge gaps about the impacts of the great cormorant, but more research is needed.

## Innehållsförteckning

<b>1</b>	<b>Introduktion</b>	<b>1</b>
1.1	Storskarvens bakgrund, utbredning och populationstillväxt	1
1.2	Storskarvens roll i Östersjöns ekosystem	2
1.2.1	Storskarvens tillförsel av näringsämnen påverkar omgivande vattenområden	3
1.2.2	Storskarvens inverkan på primärproducenter	3
1.2.3	Storskarvens inverkan på akvatiska evertebrater	4
1.2.4	Storskarvens inverkan på fisksamhället	4
1.2.5	Top-down och bottom-up processer förorsakade av storskarven	5
1.3	Evertebraters roll i Östersjöns ekosystem	7
1.4	Funktionell diversitet	7
1.4.1	Mått på funktionell diversitet	8
1.5	Kunskapsluckor beträffande storskarvens effekt på evertebratsamhället	9
1.6	Frågeställningar	10
1.7	Hypoteser	10
<b>2</b>	<b>Material &amp; Metoder</b>	<b>11</b>
2.1	Undersökningsområden	11
2.2	Provtagning av evertebrater	13
2.3	Provtagning och analys av miljövariabler	14
2.4	Egenskapsanalys	15
2.5	Statistiska analyser	16
<b>3</b>	<b>Resultat</b>	<b>20</b>
3.1	Taxonomiska & funktionella skillnader i samhällen mellan skarvkolonier & kontrollöar	20
3.1.1	Taxonomiska skillnader i infaunasamhället	20
3.1.2	Funktionella skillnader i infaunasamhället	21
3.1.3	Funktionella skillnader i epifaunasamhället	22
3.2	Skillnader i den taxonomiska och funktionella sammansättningen mellan kolonier & kontroller	23
3.2.1	Skillnader i den taxonomiska sammansättningen för infaunasamhället	23
3.2.2	Skillnader i den funktionella sammansättningen för infaunasamhället	26
3.2.3	Skillnader i den funktionella sammansättningen för epifaunasamhället	28
3.3	Miljövariabler & deras inverkan på evertebratsamhällenas funktionella & taxonomiska skillnader	32
3.3.1	Skillnader i miljövariabler för infaunaundersökningen	32
3.3.2	Skillnader i miljövariabler för epifaunaundersökningen	35
3.3.3	Miljövariablernas koppling till taxonomiska skillnader hos infaunan	35
3.3.4	Miljövariablernas koppling till funktionella skillnader hos infaunan	37

3.3.5	Miljövariablernas koppling till funktionella skillnader hos epifaunan .....	38
4	Diskussion.....	40
4.1	Storskarvens effekt på infaunasamhällets taxonomiska skillnader .....	42
4.2	Storskarvens effekt på infaunasamhällets funktion .....	45
4.3	Storskarvens effekt på epifaunasamhällets funktion .....	48
4.4	Metodikkritik och förbättringsförslag för fortsatta studier .....	51
4.5	Slutsatser .....	53
	Tillkännagivanden .....	56
	Referenser .....	57

## 1 Introduktion

Flera olika djurarter har genom tiderna påverkat eller samverkat med människans intressen. Detta har skapat konflikt och debatt bland forskare, beslutsfattare och intressebevakare (Boström 2013). En sådan art är *Phalacrocorax carbo sinensis*, mellanskarven eller storskarven (härefter: storskarv eller skarv), som har ökat avsevärt i antal i Östersjön sedan 1990-talet (Bregnballe et al. 2014). År 1996 häckade arten första gången i Finland (Lehikoinen 2006) och sedan dess har populationen ökat exponentiellt.

Både enskilda arter och hela ekosystem kan påverkas av storskarvens närvaro och ökning i Östersjön. Hittills har ett tiotal undersökningar om hur skarvpopulationen påverkar bland annat det kommersiella fisket och fisksamhällen i Östersjön utförts (t.ex. Engström 2001, Vetemaa et al. 2010, Östman et al. 2012, Boström 2013, Salmi et al. 2015). Storskarvens effekt på akvatiska makrofytter (Kolb et al. 2010, Gagnon 2016) och diversiteten och strukturen hos epifauna, d.v.s. bentiska arter som lever på substratet eller på andra organismer (exempelvis *Fucus vesiculosus*), har också undersökts (Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2015). Ytterligare har undersökningar företagits om hur storskarven möjligtvis kan påverka hela ekosystemet i och med en sk. ”uppiifrån-och-ner-effekt” (härefter top-down effekt) eller en ”nerifrån-och-upp-effekt” (härefter bottom-up effekt) (t.ex. Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2013, Gagnon 2016), i ett försök att reda ut storskarvens fullständiga effekt på Östersjöns ekosystem. Däremot har inga studier utförts på storskarvens effekt på infauna, d.v.s. bentiska arter som lever i botten substratet, varken strukturellt eller funktionellt, eller på hur storskarven påverkar epifaunasamhället funktionellt.

### 1.1 Storskarvens bakgrund, utbredning och populationstillväxt

Det 30 miljoner år gamla storskarvssläktet, *Phalacrocoracidax* (Marion & Le Gentil 2006), med totalt 40 underarter, finns på alla kontinenter utom Antarktis och Sydamerika (Engström 2001). Två av dessa underarter har speciellt stor utbredning globalt: atlantskarven (*Phalacrocorax carbo carbo*) och mellanskarven eller storskarven (*Phalacrocorax carbo sinensis*) (Marion & Le Gentil 2006).

Den underart som behandlas i denna pro gradu-avhandling är *P. c. sinensis*. Denna underart är mera av en inlandsart, som trivs i våtmarker och vid sjöar samt häckar i träd (Beike 2014). Storskarven förekommer i hela Centralasien och finns i de norra delarna av Centraleuropa (Engström 2001). Det är den vanligaste underarten i Europa och med uppskattningsvis 371 000 häckande par år 2012, utgör den cirka 90 % av den totala europeiska

populationen (Bregnballe et al. 2014). Det är även denna underart som under de senaste decennierna spridit sig och ökat i antal kring Östersjöns kuster (Lehikoinen 2006).

De tidigaste uppgifterna om en *Phalacrocorax*-underart i Östersjön dateras tillbaka till istidens slut (Lehikoinen 2006). Sedan dess har storskarven utrotats och återetablerat sig i området upprepade gånger (Lehikoinen 2006). År 1996 återetablerade sig storskarven i Finland och häckade då i Nyland, i en koloni på 10 par. Därefter följde en kraftig ökning och utbredning av den finska storskarvspopulationen. År 2000 koloniserades Bottenviken och år 2002 häckade arten längs hela Finlands kust, med totalt 2 830 par i 20 kolonier. Detta motsvarar en årlig populationstillväxt på 124 % (Lehikoinen 2006).

Enligt den senaste rapporten över storskarvens utbredning och ökning i Östersjön (Bregnballe et al. 2014) ökade antalet häckande par i hela Östersjön med bara 2000 par mellan åren 2006 och 2012. Trots detta har tydliga förändringar i populationerna observerats ställvis i Östersjön (Bregnballe et al. 2014). Den allmänna trenden är att storskarvspopulationerna i de östra delarna av Östersjön ökar, medan populationerna i de sydvästra delarna av Östersjön minskar, vilket tyder på att främsta orsaken till populationsökningen i Finland beror på en immigration av storskarvar från de sydöstra delarna av Östersjön (Bregnballe et al. 2014).

Enligt Finlands miljöcentral var antalet häckande par i Finland år 2019 sammanlagt ca 25 700. Detta tydde på en fyraprocentig minskning i populationen sedan föregående år. Därmed verkar populationen ha börjat närma sig naturens bärkraft och man tror att havsörnens predation på storskarven kan vara en orsak till denna minskning (Finlands miljöcentral 2019).

## **1.2 Storskarvens roll i Östersjöns ekosystem**

Storskarven kan bidra till stora förändringar i miljön och kan ha både direkta och indirekta effekter på organismer och hela ekosystem. Storskarven kan bland annat bidra till en lokal eutrofiering, sprida patogener och förvålla en förlust av biodiversitet. Ytterligare fungerar storskarven som en viktig länk mellan terrestra och akvatiska biotoper i och med att den jagar i vatten men häckar på land (Klimaszyk & Rzymiski 2016).

Storskarven kan också förändra hela näringsväven. Detta kan ske genom den stora mängd guano som deponeras vid kolonin och i de omgivande vattenmassorna, d.v.s. genom den så kallade bottom-up mekanismen (Gagnon et al. 2015). Ytterligare äter skarven ca 400 g fisk dagligen (Klimaszyk & Rzymiski 2016), vilket kan bidra till en så kallad top-down effekt (Lehikoinen et al. 2011, Boström 2013, Klimaszyk & Rzymiski 2016), som i sin tur påverkar andra trofiska nivåer.

### **1.2.1 Storskarvens tillförsel av näringsämnen påverkar omgivande vattenområden**

Eftersom storskarven konsumerar en stor mängd fisk och vistas majoriteten av sin tid vid kolonin, deponeras cirka 80 % av storskarvens dagliga mängd guano vid kolonin (Klimaszyk & Rzymiski 2016). Detta motsvarar 20–50 g per dag (Goc et al. 2005, Klimaszyk et al. 2015, Klimaszyk & Rzymiski 2016). Därmed beräknas guano från en storskarv bidra med 181–1120 kg kväve och 112–786 kg fosfor per hektar per år till den omkringliggande miljön. Dessa värden varierar beroende på kolonins ålder och storlek samt storskarvsdensiteten. Totalt producerar alltså en storskarv cirka 4 g kväve och 2,5 g fosfor per dag vid kolonin (Klimaszyk & Rzymiski 2016). I dessa beräkningar beaktas dock endast storskarvens direkta effekt på miljön. All näring som först ansamlas på växter vid kolonin och som sköljs ner i havet vid ett senare skede beräknas inte, och inte heller de näringsämnen som härstammar ur storskarvens spybollar vid kolonin. Således kan tillförseln av näringsämnen från storskarven till miljön vara underskattad (Klimaszyk & Rzymiski 2016).

Största delen av de näringsämnen som härstammar från kolonin sköljs ner i den omgivande akvatiska miljön, främst med smältvatten (Klimaszyk et al. 2015) och med regnvatten (Kolb et al. 2010). Vid avrinning kan mängden ammonium och fosfor som förs ner i de omgivande vattenmassorna vara upp till 50 respektive 45 gånger högre än normalt. Nivån näringsämnen i den akvatiska miljön runt kolonin är som högst under häckningstiden men nivåerna förblir höga även under perioder då kolonierna är obebodda (Klimaszyk & Rzymiski 2016). Därmed kan man konstatera att storskarvens guano förorsakar en lokal övergödning av de närliggande vattenområdena (Gagnon et al. 2015).

### **1.2.2 Storskarvens inverkan på primärproducenter**

Inflödet av näringsämnen från storskarvskolonin sker sporadiskt, men sammanfaller också med primärproducenternas kraftigaste tillväxtperiod (Kolb et al. 2010, Klimaszyk & Rzymiski 2016). Tidigare studier har observerat en allmän ökning i primärproduktionen kring storskarvskolonier, samt en ökning i densitet och levnadstid hos primärproducenter, vilket beror på den ökade mängden näringsämnen kring kolonierna (Gagnon et al. 2015). Speciellt har påväxtalger som *Cladophora glomerata* och *Ulva* spp. uppvisat en ökad abundans och biomassa kring storskarvskolonier (Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2015). Snabbväxande arter som *C. glomerata* och *Ulva* spp. har i tidigare studier uppvisat ett positivt samband med eutrofiering överlag och så är även fallet kring storskarvskolonier i och med den lokala eutrofieringen (Gagnon 2016). En ökad mängd påväxtalger kan, genom skuggning och tävling om utrymme, ha en negativ effekt på tillväxten och rekryteringen av nya individer hos den habitatbildande



och i Östersjön ytterst viktiga blåstången, *Fucus vesiculosus* (härefter *Fucus*). Ytterligare kan en ökad mängd näringsämnen i vattenmassan i kombination med en ökad mängd snabbväxande alger, leda till försämrat siktdjup och ökad sedimentering. Detta begränsar ljustillgången för *Fucus* och påverkar därmed tillståndet och spridningen av arten negativt (Gagnon et al. 2015).

Sammanfattningsvis har det konstaterats att den lokala övergödningen kring storskarvens kolonier också påverkar primärproduktionen på samma sätt som tidigare observerats i andra extremt övergödda områden av Östersjön (Gagnon 2016).

### 1.2.3 Storskarvens inverkan på akvatiska evertebrater

En ökad biomassa eller abundans av evertebrater kan ske som ett resultat av ökningen i primärproducenter kring storskarvskolonier, i och med att det då finns mera föda för evertebraterna att tillgå (Gagnon 2016). Exempelvis har strandvattengråsuggan (*Jaera albifrons*) uppvisat en ökning i både densitet och biomassa kring storskarvskolonier. En ökning i biomassan hos fjädermyggslarver (*Chironomidae*) och tångmärlor (*Gammarus* spp.) har också observerats, men ingen ökning i densitet, vilket kan bero på att individerna helt enkelt ökat i storlek. Detta har redan observerats hos *Chironomidae* i andra ytterst eutrofierade områden (Kolb et al. 2010). Ytterligare observerade Gagnon et al. (2015) en signifikant högre abundans av *Idotea* spp., *Hydrobia* spp. och *Gammarus* sp. vid kolonier, vilket kunde kopplas till skarvabundans. En högre abundans av *Mytilus* sp. och *Hydrobia* spp. vid kolonier har också kopplats till skarvdensiteten (Gagnon et al. 2015). Däremot har arter i blåstångsbältet, som båtsnäckor (*Theodoxus fluviatilis*) och tånggråsuggor (*Idotea* spp.), varken uppvisat ökad biomassa eller abundans vid öar där storskarven häckar (Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2015).

Fiskar som abborre (*Perca fluviatilis*) och spigg (*Gasterosteidae*), är viktiga predatorer som kan kontrollera evertebratsamhällena (Eriksson et al. 2009). Denna storleks fiskar (mindre än 20 cm) är precis vad storskarven föredrar i födostorlek (Salmi et al. 2015). Därför kan en ökad predation på den här storleken fiskar bidra ytterligare till en ökning av evertebrater (Eriksson et al. 2009).

### 1.2.4 Storskarvens inverkan på fisksamhället

Storskarven är en generalistisk och opportunistisk art. Detta innebär att storskarven kan ändra sin diet enligt förhållandena i området arten rör sig i och kan även äta flera olika fiskarter. Arten kan också jaga flera olika sorters byten, oavsett energivärde. Detta resulterar i att storskarven

livnär sig på de fiskarter som det finns mest av och därmed oftast är lättast att fånga (Boström 2013).

Enligt beräkningar äter storskarven cirka 400 g fisk dagligen (Klimaszyk et al. 2015, Boström 2015) av 10–59 olika bytesarter (Engström 2001, Salmi et al. 2017) men mängden och fiskarterna varierar beroende på säsongen (Klimaszyk et al. 2015, Boström 2015). Trots att ett flertal studier har utförts gällande storskarvens inverkan på fisksamhället, är ännu informationen om storskarvens egentliga födovänor och effekter på fisksamhället ofullständig (Boström 2013). Resultat från en del studier tyder på att det inte finns något samband mellan storskarven och fiskpopulationer (Engström 2001, Lehikoinen et al. 2017), medan andra hävdar motsatsen (Rudstam et al. 2004, Vetemaa et al. 2010, Östman et al. 2012, Salmi et al. 2015).

### **1.2.5 Top-down och bottom-up effekter förorsakade av storskarven**

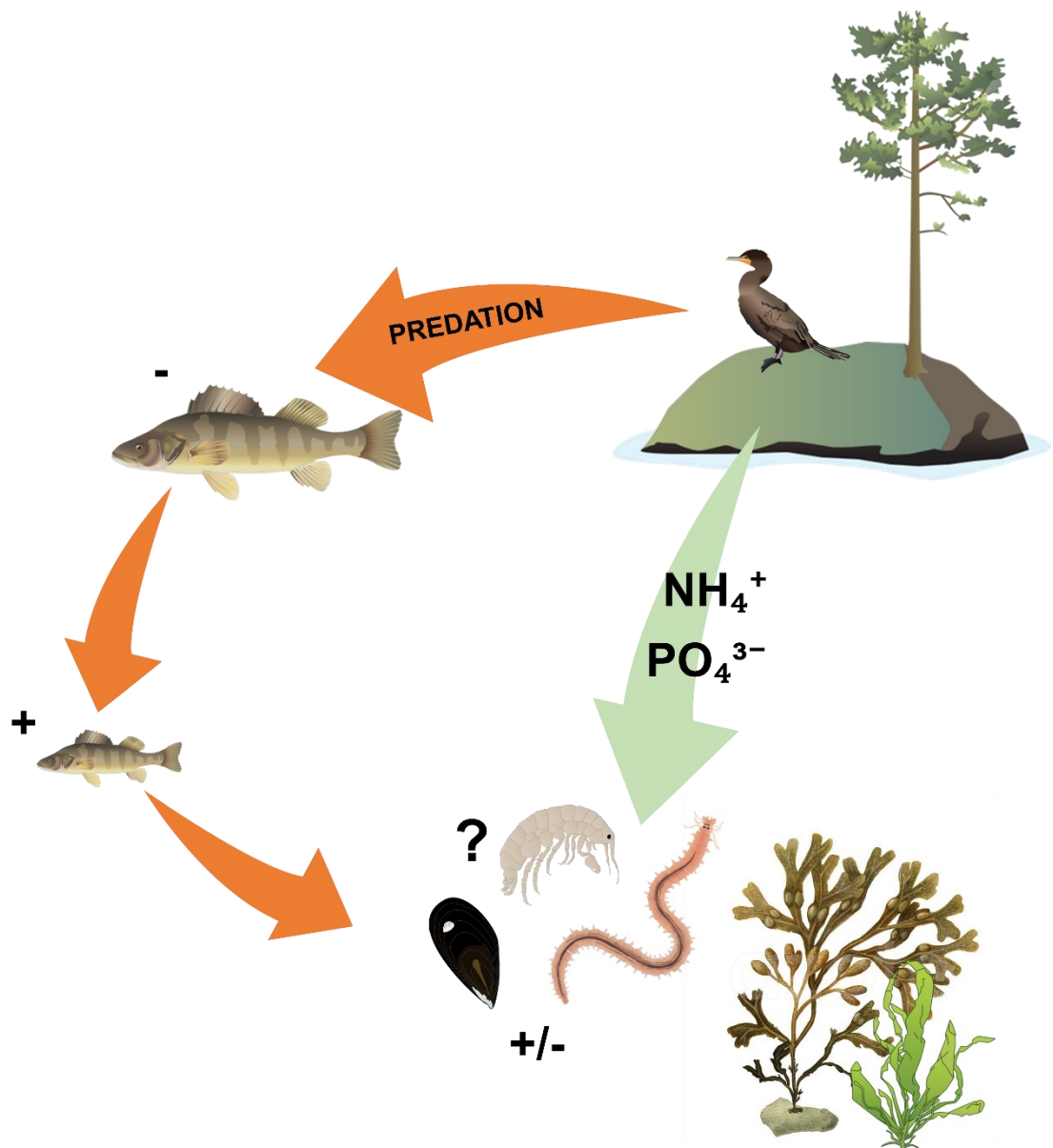
En väsentlig frågeställning inom ekologin är huruvida predatorer reglerar bytespopulationer, genom en top-down effekt, eller om samhällen regleras av resurstillgången, genom en så kallad bottom-up effekt (Estes 1996). Storskarven kan bidra till bägge processer (Lehikoinen et al. 2011, Gagnon 2016).

Den ökade tillförseln av näringsämnen i den akvatiska miljön runt storskarvens kolonier, som följd av storskarvens guano, kan leda till en bottom-up effekt som påverkar primärproduktionen positivt (Gagnon et al. 2015). En ökning i primärproducenter kan i sin tur påverka marina evertebrater positivt, i och med att de får tillgång till en ökad mängd föda. Detta kan förklara den ökade abundansen och biomassan av evertebrater, som observerats vid kolonier (Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2015, Gagnon 2016, se stycke 1.2.3.).

I och med att storskarven är en opportunistisk art, kan den konsumera fiskar av olika storlek (Boström 2013). Storskarven kan därför påverka ekosystemen via en top-down effekt med två olika följder. Skarven kan konsumera mycket rovfisk, som normalt kontrollerar de lägre trofiska nivåerna. Utan närvaron av dessa rovfiskar i toppen av näringskedjan kan mindre sk. mesopredatorer som spigg (*Gasterosteidae*) eller tånglake (*Zoarces viviparus*), öka i antal (Gagnon 2016). Detta kan leda till en minskning i populationen av herbivorer (i detta fall evertebraterna), vilket i sin tur kan bidra ytterligare till en ökning av primärproducenter, och speciellt opportunistiska arter så som ettåriga trådformiga alger. Alternativt kan storskarven bidra till en ökning i evertebrater genom en top-down kaskad. Detta sker ifall skarven främst livnär sig på mindre fiskarter, d.v.s. mesopredatorer, som normalt reglerar evertebratsamhällena (Eriksson et al. 2009). Därför har dessa så kallade top-down-kaskader

visat sig spela en viktig roll i dämpandet av en pågående eutrofiering (Gagnon et al. 2013, Gagnon 2016).

Bägge processer kan förekomma i och med storskarvens närvaro i Östersjön (Figur 1, Lehikoinen et al. 2011), och det är ytterst troligt att de samspelar, vilket gör dem svårare att särskilja. Överlag tenderar top-down effekten vara aningen mera diffus (Gagnon 2016) bl.a. i och med att storskarven söker föda (fisk) på ett stort område (upp till 40km från kolonin, Östman et al. 2012), medan bottom-up effekten sker på lokal nivå (upp till 5km från kolonin, Klimaszyk & Rzymiski 2016), och kan därmed vara mera tydlig (Gagnon 2016).



Figur 1. Storskarvens inverkan på Östersjöns ekosystem och hur arten indirekt påverkar evertetrater genom predation på fisk samt genom utsläpp av näringsämnen till den omgivande vattenmiljön.  $\text{NH}_4^+$  är ammonium och  $\text{PO}_4^{3-}$  är fosfat.

### 1.3 Evertebraters roll i Östersjöns ekosystem

Evertebrater spelar en viktig roll i marina ekosystem, och bidra med ekosystemfunktioner och -tjänster (Bonsdorff & Pearsson 1999, Järnström 2013). Dessa makroevertebrater fungerar som konsumenter på mellanliggande och lägre trofiska nivåer och är därmed mycket viktiga för både top-down och bottom-up effekter. Detta innebär att evertebraterna själva är reglerade av både resurser och predation samt att evertebraterna i sig fungerar som en resurs för andra organismer (Gogina & Zettler 2010).

Flera arter av epifauna fungerar som herbivorer (t.ex. *Idotea* spp., *T. fluviatilis*) och kontrollerar därmed primärproduktionen (Gogina & Zettler 2010), både i form av fleråriga (t.ex. *Fucus*) och ett-åriga vattenväxter (t.ex. *C. glomerata* och *Ulva* spp.) (Gagnon 2016). Infauna (t.ex. *Mya arenaria*, *Marenzelleria* spp., Braeckman et al. 2010), kan påverka flödet av energi och materia i ekosystem och rent av påverka abiotiska faktorer (Törnroos & Bonsdorff 2012). Exempelvis kan infauna motverka hypoxi (Villnäs 2013) och spelar en viktig roll för mineralisering av organiskt material, syresättning av botten och cirkulation av näringsämnen, i flera olika typer botten (Gammal et al. 2019). Ytterligare används botten djur ofta som indikatorer för förändringar i miljön, eftersom de flesta av dessa organismer är relativt stationära och lever länge (Bonsdorff & Pearson 1999). Infaunasamhällena påverkas främst av födotillgången, sedimentets särdrag och biotiska faktorer (Herman et al. 1999, Gammal et al. 2019, Zhong et al. 2020).

Störningar i miljön, som en ökad organisk halt eller låga syrenivåer, påverkar evertebratsamhällets sammansättning och funktion, beroende på arternas egenskaper och toleransnivåer. Om arter inte kan anpassa sig till förändringar i miljön, förekommer mortalitet eller andra populationsförändringar, vilket leder till förändringar i artsammansättningen (Villnäs 2013, Gammal et al. 2019).

Närvaron av bentiska evertebrater och deras aktivitet i de akvatiska systemen kan alltså förändra miljön eller påverka flödet av resurser. Således kan man konstatera att bottenfaunan fungerar som ekosystemingenjörer och spelar därför en mycket viktig roll i Östersjöns ekosystem (Gogina & Zettler 2010).

### 1.4 Funktionell diversitet

Arternas ekologiska särdrag eller egenskaper styr ekosystemets funktioner. Dessa egenskaper är komponenter av en organisms fenotyp. En egenskap kan exempelvis vara morfologisk,

beteendemässig, reproduktiv eller fysiologisk och kan direkt påverka flödet av energi och materia eller förändra abiotiska förhållanden (Törnroos & Bonsdorff 2012).

Genom de funktioner som djuren utför i miljön, bidrar de även med sk. ekosystemvaror och -tjänster som människan är beroende av (Järnström 2013). Flera olika arter kan upprätthålla samma ekosystemfunktion, men kan reagera olika på miljöförändringar. Ju flera arter som upprätthåller samma funktion i ett system, desto mindre är risken att denna funktion upphör helt vid en eventuell förändring (Järnström 2013). Ett system med hög biodiversitet är därför mera försäkrat mot funktionell förlust, ifall förändringar sker i miljön (försäkringshypotesen, eng. "the insurance-hypothesis", Yachi & Loreau 1999). Egenskapsrelaterade eller funktionella indikatorer kan alltså fungera som varningar för störningar i ekosystem, ju flera störningarna är desto lägre är den funktionella diversiteten (Mouillot et al. 2013).

Att undersöka de eventuella taxonomiska skillnaderna i evertebratsamhället, som ett resultat av förändringar i miljön, är en bra metod för jämförelse mellan samhällen och något som många ekologiska studier främst fokuserat på (Törnroos 2014). Genom att ytterligare inkludera den funktionella sidan av effekterna på evertebratsamhällena, får man däremot en bredare förståelse av effekterna och en bättre insikt i hur evertebraternas ekosystemfunktion påverkas (Bonsdorff & Pearson 1999, Villnäs 2013, Törnroos 2014).

#### 1.4.1 Mått på funktionell diversitet

Eftersom alla arter inte är lika olika varandra ur ett funktionellt perspektiv, kan man inte använda diversitetsmått baserat på artidentitet som ett substitut för funktionella diversitetsmått (Järnström 2013). Istället kan man använda sig av de egenskaper som organismerna uppvisar och därefter mäta funktionen baserat på dessa (Järnström 2013).

Egenskapsanalys ("biological trait analysis", BTA) är ett verktyg som ofta används kategoriskt för att mäta den funktionella diversiteten i ett system (Järnström 2013). I en egenskapsanalys delas varje egenskap in i subkategorier, sk. modaliteter, som beskriver de varianterna av en egenskap som en art uppvisar. Exempelvis kan egenskapen *rörelsetyp* delas in i följande modaliteter: *mobil*, *semimobil* och *sessil*. Detta görs utan att dela in arterna i några funktionella grupper, utan egenskaperna som används karaktäriserar arternas livshistorier, morfologi och beteende ur ett ekologiskt eller funktionellt perspektiv (Bremmer 2003, Törnroos & Bonsdorff 2012). Egenskapsanalys är även metoden som användes i denna avhandling eftersom den möjliggör undersökning av generella funktionella mönster (Järnström 2013).

Mason et al. (2005) föreslog att funktionell diversitet kan delas in i tre lika komponenter: funktionell rikedom, funktionell divergens, funktionell jämnhet och funktionell dispersion. De

två sista måtten representerar olika aspekter av jämnhet. Måtten är komponenter som kompletterar varandra och tillsammans beskriver de artsamhällets funktionella fördelning på olika sätt (Mason et al. 2005). Den funktionella rikedom representerar antalet funktioner (egenskaper och/eller modaliteter) och den andel av funktionen som en art upptar, medan den funktionella jämnheten representerar hur jämnt en arts abundans är fördelad på ett funktionellt plan (Mouchet et al. 2010). Den funktionella diversiteten kan fungera som ett mått på hur väl samhället kan hantera förändringar i miljön och den funktionella jämnheten fungerar som en indikator för produktivitet, stabilitet och samhällets motståndskraft (Mason et al. 2005). Den funktionella divergensen beskriver hur långt arter med höga abundanser är ifrån det funktionella planets mitt (Mouchet et al. 2010) och kan fungera som ett mått på hur stor konkurrensen om resurserna är (Mason et al. 2005). Den funktionella dispersionen är medelavståndet från alla arter till den vägda mitten av det funktionella planet (Laliberté & Legendre 2010) och fungerar därmed som också som ett mått på resursutnyttjande (Zhong et al. 2020). Dessa funktionella mått användes även i denna avhandling.

### **1.5 Kunskapsluckor beträffande storskarvens effekt på evertebratsamhället**

Trots evertebraternas uppenbara betydelse i ekosystemet, finns det för det första ännu stora kunskapsluckor i hur storskarven påverkar infauna, både strukturellt och funktionellt, eftersom detta inte ännu har undersökts. För det andra, har inga studier gjorts på hur storskarven påverkar epifaunan funktionellt, trots att flera analyser har utförts på hur storskarven påverkar epifaunan i fråga om t.ex. artsammansättning, biomassa och abundans (t.ex. Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2015). Målsättningen med denna pro-gradu avhandling är därför att fylla dessa två kunskapsluckor. För detta ändamål insamlades ny infaunadata för analys av både den strukturella och funktionella sammansättningen, och redan tidigare insamlat data av epifauna från 2012 (Gagnon et al. 2015) analyserades funktionellt. Denna undersökning förväntas med andra ord bidra till bredare helhetsbild av storskarvens inverkan på bottenfaunan i Östersjöns ekosystem.

## 1.6 Frågeställningar

I denna pro-gradu avhandling undersöktes följande frågeställningar:

(I) Förekommer det en skillnad i den taxonomiska och funktionella strukturen i evertebratsamhällena mellan skarvkolonier och skarvfria kontrollöar, i fråga om (A) total abundans\*, (B) diversitet, (C) jämnhet\*\* och (D) rikedom\*?

(II) Skiljer sig sammansättningen av evertebratsamhällena vid kolonier och vid kontrollöar åt (A) taxonomiskt och (B) funktionellt?

(III) Vilka miljövariabler driver potentiella skillnader mellan samhällena mellan kolonier och kontrollöar?

\* Användes som mått endast i analys av den taxonomiska strukturen

\*\* Förutom funktionell jämnhet (eng. functional evenness) användes även divergens och dispersion som mått på aspekter av funktionell jämnhet

## 1.7 Hypoteser

Hypotesen för den första (I) frågeställningen var att det förekommer en skillnad både i den taxonomiska och den funktionella mångfalden mellan koloni och kontrollöar, både för infauna och epifauna. Det totala antalet individer (A) förväntades vara högre vid kolonier än vid kontroller, baserat på samma resultat från tidigare studier av epifauna (t.ex. Kolb et al. 2010). Denna ökning i total abundans skulle kunna förorsakas av ökad mängd föda för evertebratena, i och med en ökning i primärproduktion och organisk halt, som förorsakas av storskarvens guano. Art- och egenskapsdiversiteten (B) förväntades vara högre runt kontrollöar, än vid kolonierna. Ytterligare antogs samhällena vara (C) mera jämna och att (D) artrikedomen skulle vara högre vid kontrollöarna, än vid kolonierna. Skillnaderna i funktionell och taxonomisk diversitet och rikedom skulle kunna bero på att några få och mera opportunistiska arter skulle gynnas mera av en ökning i produktiviteten vid kolonier (Kolb et al. Gagnon et al. 2015). Detta skulle även leda till att samhället vid kolonier blir mera ojämnt i förhållande till normala samhällen (vid kontroller), både taxonomiskt och funktionellt. Detta innebär att den funktionella divergensen och dispersionen också antogs vara högre vid kolonier, eftersom vissa egenskaper förväntades dominera samhällena där.

För den andra frågeställningen (II), var hypotesen att sammansättningen av både (A) arter och (B) egenskaper i infauna- och epifaunasamhället skiljer sig mellan koloni- och kontrollöar. Som följd av en ökad mängd näringsämnen och därmed en ökad biomassa av primärproducenter

samt ökad organisk halt i sedimentet vid kolonier, antogs samhällsstrukturen domineras av några få arter (A) och egenskaper (B) som skiljde sig från kontrollöar. Till exempel förväntades en ökning i epifaunaarter som livnär sig på snabbväxande, opportunistiska arter som *Ulva* spp. och *Cladophora* sp., och att vissa födo-relaterade egenskaper hos epifauna och infauna skulle förekomma till högre grad. Exempelvis antogs födo-position (d.v.s. var organismer äter), födovävanor (vad arten äter, ur vilken trofisk nivå) samt skillnader i födofångstmetod (hur de äter) skilja sig mellan kolonier och kontroller. I relation till födomässiga egenskaperna, förmodades det även finnas en skillnad i hur rörliga arterna är. Dessa skillnader kan även vara följden av en top-down kaskad, där mobila arter är färre vid storskarvskolonier, p.g.a. en ökning i mesopredatorer. Dessutom kan det finnas en skillnad i levnadsmässiga egenskaper, som levnadsvana (d.v.s. hur arten lever) och position i miljön (var arten lever).

Hypotesen för den tredje frågeställningen (III) var att evertebratsamhällena i kolonier och kontrollöar drivs av skillnader i miljön. Speciellt förväntades mängden näringsämnen vara högre vid kolonier än kontroller, vilket skulle innebära att eventuella skillnader i samhällena kan vara resultatet av en bottom-up effekt (Gagnon 2016). Till viss del förväntades också den organiska halten och sedimentets kornstorlek påverka evertebratsamhällena (Villnäs 2013).

## **2 Material & Metoder**

### **2.1 Undersökningsområden**

#### **2.1.1 Infauna**

I denna studie provtogs infauna vid tre storskarvskolonier i Egentliga Finland (Figur 2). Storleken av kolonierna som besöktes varierade mellan 30 och 1670 häckande par enligt 2019-års beräkningar (Finlands miljöcentral, opublicerat data, Tabell 1). För varje storskarvskoloni som provtogs under juli månad 2019, togs även prover vid en skarvfri kontroll lokal (Tabell 1), med liknande förhållanden i fråga om bottensubstrat och djup, på ca 5 km avstånd från kolonin. Detta möjliggjorde en jämförelse av infaunasamhällena och andra faktorer så som näringsämnen, exponering och organisk halt.

Både kolonier och kontroller ligger inom samma provtagningsområde. I den här studien undersöktes skillnader i infaunasamhället mellan kolonier och kontroller i följande provtagningsområden: Korpo (Område A), Velkua (Område B) och Nystad (Område C).



Tabell 1. Lista över öarna som besöktes under infaunaprovtagningen 2019. Tabellen innehåller information om i vilken kommun ön finns, provtagningsområde, öns namn och antalet häckande par i kolonin 2012 och 2019. Kolonin med stjärna (\*) provtogs vid epifaunaprovtagningen 2012. Med grundningsår avses året då storskarven för första gången häckade på ön. Data av Finlands miljöcentral.

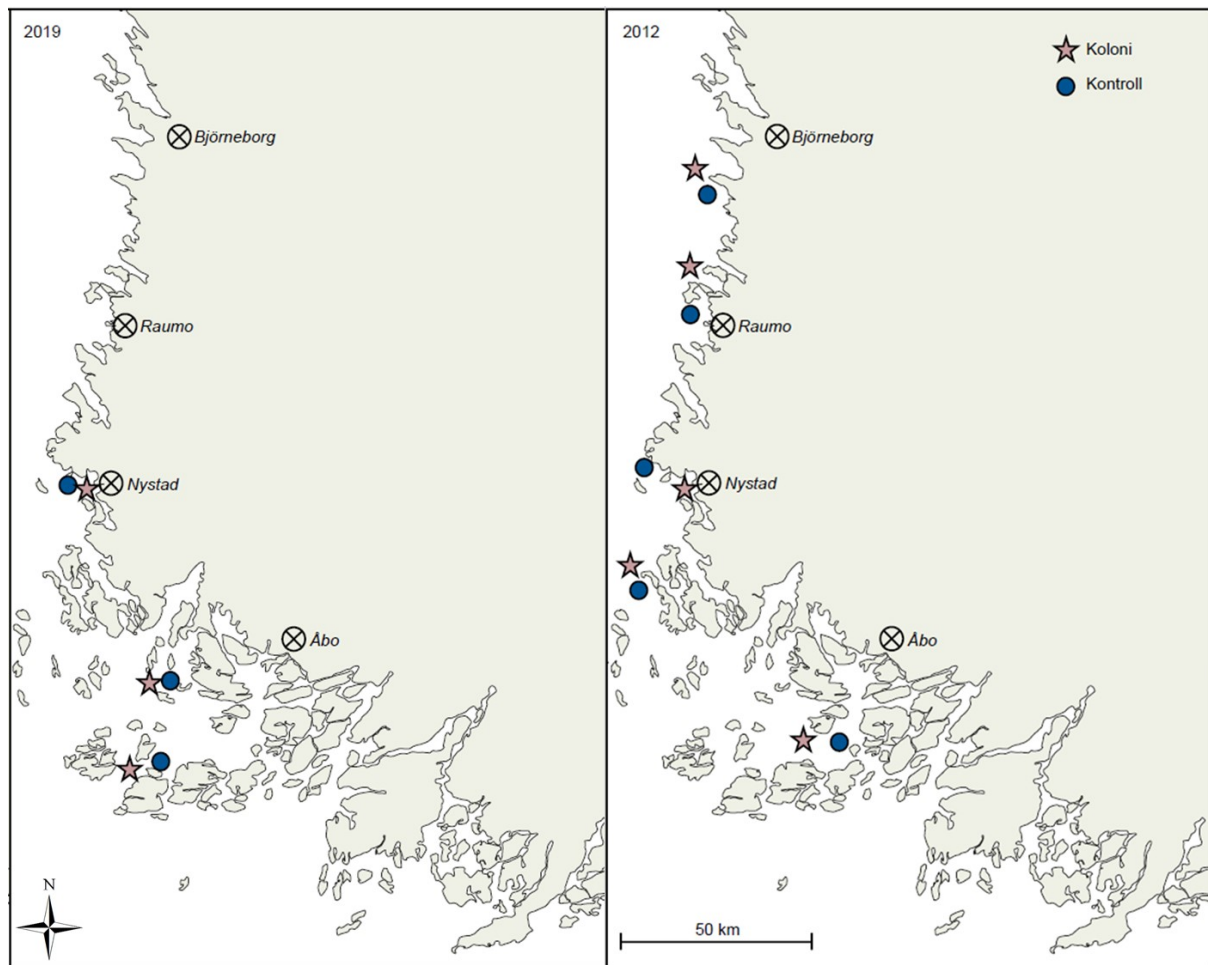
Kommun	Provtagnings- område	Öns namn	Koloni/ Kontroll	Antal häckande par 2019	Grundnings- år
Korpo	A	Svartbådan	Koloni	30	2008
Velkua	B	Mustanluodonlettu	Koloni	88	2015
Nystad *	C	Urpoinen	Koloni	1670	2010
Korpo	A	Äskholms revet	Kontroll	-	-
Velkua	B	Suinin munakari	Kontroll	-	-
Nystad	C	Haavaskari	Kontroll	-	-

### 2.1.2 Epifauna

Epifaunasamhället provtogs under sommaren 2012 (Gagnon et al. 2015). Under insamlingen av epifaunadata besöktes sex storskarvskolonier (Tabell 2, Figur 2), varav en koloni, Urpoinen, också besöktes vid provtagningen år 2019. Kolonierna som ingick i provtagningen 2012 var belägna längs hela Finlands västkust och varierade både i storlek och ålder. Detta var ett medvetet val för att man skulle få en bredare bild av storskarvens inverkan i Östersjön (Gagnon et al. 2015). Precis som i provtagningen som utfördes 2019, valdes även kontrollöar med liknande förhållanden på ca 5–10 km avstånd från kolonin, av samma orsak som under undersökningen 2019 (Gagnon et al. 2015). I den här studien besöktes följande provtagningsområden: Luvia (Område A), Eurajoki/Raumo (Område B) och Nystad (Område C). Ytterligare besöktes Gustavs (Område D) och Åbolands skärgård (Område E).

Tabell 2. Lista över kolonierna och kontrollerna som besöktes under epifaunaprovtagningen 2012. Tabellen innehåller information om i vilken kommun som kolonin finns, provtagningsområde, öns namn och antalet häckande par i kolonin. Kolonin med stjärna (\*) provtogs vid infaunaprovtagningen 2019. Med grundningsår avses året då storskarven för första gången häckade på ön. Data av Finlands miljöcentral.

Kommun	Provtagnings- område	Öns namn	Koloni/ Kontroll	Antal häckande par 2012	Grundnings- år
Luvia	A	Marjakari	Koloni	1171	2003
Eurajoki/Raumo	B	Puskakarta	Koloni	996	2005
Nystad*	C	Urpoinen	Koloni	686	2010
Gustavs	D	Kluppi	Koloni	81	2003
Åboland	E	Äggsjär	Koloni	1402	2003
Luvia	A	Matinkari	Kontroll	-	-
Eurajoki/Raumo	B	Kuuskajaskari	Kontroll	-	-
Nystad	C	Päiväkarit	Kontroll	-	-
Gustavs	D	Korra	Kontroll	-	-
Åboland	E	Orhisaari	Kontroll	-	-



Figur 2. Kartor över undersökningsområdena samt kolonier och kontroller från provtagningen 2019 (vänster) och 2012 (höger). Stjärnorna på bilden är kolonier, medan de blå cirkelarna är kontroller.

## 2.2 Provtagning av evertebrater

### 2.2.1 Infauna

Prover av infaunasamhället togs ur sedimentet med totalt åtta replikat per lokal, med hjälp av proppar med en diameterstorlek på 10 cm. Maskstorleken som användes vid sållning av prov var 0,5 mm. Material från fem av replikaten per lokal sorterades under preparationsmikroskop och bestämdes till lägsta möjliga taxonomiska nivå, varpå proverna vägdes för bestämning av våtvikt. Proverna torkades i ugn i 60°C i över 48 timmar, varefter torrvikten uppmättes. Biomassan uträknades genom att subtrahera torrvikten från våtvikten.

### 2.2.2 Epifauna

Epifaunan provtogs med hjälp av en nätpåse med maskor av storleken 1 mm från blåstångsbältet (*Fucus*) vid sex storskarvskolonier år 2012. Åtta fullvuxna blåstångsruskor samlades slumpmässigt in vid varje lokal på 1–2 m djup. Därefter sköljdes alla prov och djuren samlades

ihop. Ytterligare användes fällor i form av kakel med nät undertill, för att fånga sessila och långsamma evertetrater. Djuren fångades genom att snöra ihop nätet runt kakelplattan. Samma tillvägagångssätt för sorterande och uppmätning av torr- och våtvikt av epifauna användes som i undersökningen av infauna år 2019. Även blåstångsruskan sparades och vägdes för att möjliggöra standardisering av epifaunadata, d.v.s. abundans per gram *Fucus* våtvikt (Gagnon et al. 2015).

## **2.3 Provtagning och analys av miljövariabler**

### **2.3.1 Infauna**

Flera miljövariabler uppmättes vid varje provtagningslokal 2019. Tre replikat för porvatten togs från sedimentet vid varje provtagningslokal, med en 50 ml spruta. Ytterligare två vattenprover av samma storlek togs från vattenkolumnen. Detta gjordes för att möjliggöra analys av mängden näringsämnen fosfat och ammonium i porvattnet i sedimentet och i vattenmassan vid varje provtagningsstation. Vattenproverna analyserades hos Lounais-Suomen vesi- ja ympäristötutkimus Oy genom kontinuerlig flödesanalys. Ytterligare uppmättes siktdjupet vid varje lokal under provtagningen och vegetationen uppskattades. Dessutom togs fem sedimentprover per lokal, med proppar med en diameterstorlek på 5 cm, för att undersöka kornstorlek och den organiska halten i sedimentet.

Vid analys av den organiska halten tinades först de frusna proverna upp, varefter de blandades om och ca en tesked sediment lades i keramikskålar, varpå de vägdes, för att bestämma våtvikt. Därefter lades proven i en ugn i 24 timmar på 120 °C. Efter tiden i ugnen togs proven ut, vägdes igen för att fastställa torrsvikt, och lades sedan i brännugn i tre timmar på 500 °C. Därefter vägdes proven en sista gång, för att bestämma den kolfria torrsvikten, och den organiska halten uträknades genom att subtrahera den kolfria torrsvikten från torrsvikten. Proverna lades i inkubator efter varje omgång i ugn, för att svalna utan att suga i sig extra fukt.

För kornstorleksanalysen användes siktanalys. Till denna analys användes de återstående proverna från den större proppen. Proven torkades i ugn i ca 48 timmar på 60 °C, innan de siktades genom sikt i storlekarna 1 mm, 2 mm, 4 mm, 8 mm och 16 mm. Efter siktningen vägdes varje kornstorlek. Större kvistar och stora individer av bl.a. *M. arenaria* plockades bort innan vägning. Däremot ingick krossade skal i resten av sedimentet och vägdes därmed som en del av kornstorleken. Sedimentanalyserna utfördes vid avdelningen för geologi och mineralogi vid Åbo Akademi.

Varje lokals exponering uppskattades med en exponeringsmodell från en databas (Suominen et al. 2007), där medellängden från varje provtagningslokal till alla de omgivande landområdena beräknades (MeanFetch). Ytterligare beräknades det längsta möjliga avståndet från provtagningslokalen till ett landområde (MaxFetch). Dessutom beräknades skarvabundans (antalet häckande par) och skarvdensitet (häckande par per hektar) för varje koloni.

### 2.3.2 Epifauna

För epifaunaprovtagningen (år 2012) beräknades skarvabundans samt skarvdensitet och båda exponeringsmått mättes enligt samma metod som under provtagningen 2019. Skarvdensitet och skarvabundans användes som ett substitut för mängden näringsämnen. Detta möjliggjordes i och med att en ökad primärproduktion uppmättes kring kolonierna i samma undersökning. Man kunde därmed säkerställa att storskarven bidrog med en ökad mängd näringsämnen och provtagning av dessa var inte nödvändig (Gagnon et al. 2015)

## 2.4 Egenskapsanalys

För att analysera de funktionella egenskaperna mellan kolonier och kontrollöar (I) valdes först ett antal egenskaper som antogs vara relevanta för att ge en bild av den funktionella mångfalden av evertibratsamhället och samtidigt förväntades påverkas av storskarvens guano, exempelvis storleksrelaterade, födorelaterade och rörelserelaterade egenskaper (Tabell 3). Egenskaperna som valdes baserade sig på tidigare utförda studier, litteratur och subjektiva bedömningar (Järnström 2013). De funktionella egenskaperna som valdes ut för denna pro gradu-studie var baserade på Törnroos & Bonsdorff (2012) lista med över 25 egenskaper och deras *modaliteter*. Vid själva egenskapsanalysen kodades sedan arterna till de egenskaper de uttrycker enligt så kallad suddig kodning (eng. Fuzzy coding). Vid suddig kodning kodas arterna till egenskaperna på en skala på 0-X, där 0 innebär att modaliteten inte alls förekommer och X innebär att modaliteten uppvisas maximalt (Chevenet et al. 1994). I den här studien kodades arterna på en skala på 0 – 3. Detta möjliggjorde en skillnad i uttrycksgrad mellan modaliteter inom en egenskap (Chevenet et al. 1994). En matris på arter x egenskaper skapades och användes för fortsatta statistiska analyser.

Tabell 3. Lista över alla egenskaper inkluderade i egenskapsanalysen. I analysen av epifauna användes alla egenskaper i tabellen, medan den egenskap som är färgad grön exkluderades från infauna analyserna.

<b>Egenskap</b>	<b>Modalitet</b>	<b>Egenskap</b>	<b>Modalitet</b>
Medelstorlek	<i>1–5 mm</i> <i>5 mm – 1 cm</i> <i>1–3cm</i> <i>&gt; 5cm</i>	Position i miljön	<i>Infauna djup (&gt;5 cm)</i> <i>Infauna mitt (2–5 cm)</i> <i>Infauna grund (&lt;2 cm)</i> <i>Epibentisk</i> <i>Bentisk-pelagisk</i>
Longevitet	<i>Väldigt kort (&lt;1 år)</i> <i>Kort (1–2 år)</i> <i>Lång (2–5 år)</i> <i>Väldigt lång (5–10 år)</i>	Födoposition	<i>Suspensionsätare</i> <i>Ytätare</i> <i>Underytsätare</i> <i>Selektiv</i> <i>Minerare</i>
Reproduktionsteknik	<i>Asexuell</i> <i>Sexuell</i>	Födoångstmetod	<i>Käke</i> <i>Sifon</i> <i>Tentakler</i> <i>Svalg</i> <i>Radula</i> <i>Nät</i>
Sexuell differentiering	<i>Särkönad</i> <i>Hermafrodit</i> <i>Partenogenestisk</i>	Rörelsetyp	<i>Simmare</i> <i>Drivare</i> <i>Krypare</i> <i>Byssustrådar</i> <i>Tubbyggare</i> <i>Grävare</i>
Fertilisationstyp	<i>Icke-fert.</i> <i>Extern</i> <i>Intern</i>	Spridningsvana	<i>Ickespridare</i> <i>Lokal</i> <i>Långdistans</i>
Utvecklingsteknik	<i>Fragmentering</i> <i>Ovipar</i> <i>Ovivipar</i> <i>Vivipar</i>	Födovana	<i>Detrivor</i> <i>Predator</i> <i>Herbivor betare</i> <i>Herbivor bitare</i> <i>Asätare</i>
Reproduktiv frekvens	<i>Semelpar</i> <i>Årlig kortvarig</i> <i>Årlig långvarig</i>		
Levnadsvana	<i>Fäst</i> <i>Vistas i tuber</i> <i>Vistas i hålor</i> <i>Höljebyggare*</i> <i>Frilevande</i>		
Rörlighet	<i>Sessil</i> <i>Semimobil</i> <i>Mobil</i>		

## 2.5 Statistiska analyser

För att (I) jämföra taxonomiska skillnader i evertebratsamhällena mellan kolonier och kontroller, användes traditionella diversitetsmått inom ekologi. (B) Shannons diversitetsindex ( $H'$ ) är ett index som mäter diversiteten i ett samhälle. Shannons index tar både den totala diversiteten och den relativa abundansen i beaktande (Shannon 1948) och beräknas enligt följande:

$$H' = - \sum_{i=1}^R p_i \ln p_i$$

Där  $p_i$  är varje enskild arts totala antal individer.

Pielous jämnhet ( $J'$ ) är ett index som beskriver hur jämnt ett samhälle är (B). Detta index ger ett värde mellan 0 och 1 och ju närmare 1 det talet är, desto jämnare är samhället (Pielou 1966). Pielous jämnhet beräknas enligt följande:

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

Där  $H'$  är Shannons diversitetsindex och  $H'_{\max}$  är det högsta möjliga värdet för Shannons index.

Ytterligare uträknades (A) den totala abundansen, d.v.s. det totala antalet individer av alla arter per prov och (D) rikedom av arter ( $S$ ), d.v.s. det totala antalet arter för varje prov. Shannons och Pielous diversitetsindex uträknades med hjälp av vegan-paketet i R (Oksanen et al. 2019).

För att jämföra samhällena funktionellt (**I**), beräknades flera olika allmänt använda funktionella diversitetsindex (Mouchet et al. 2010). Den funktionella rikedom (härefter funktionella diversiteten) beskriver den andel av funktionen som en art upptar i den funktionella rymden (eng. trait space) (Villéger et al. 2008). Följande formel används för uträknandet:

$$FRic = \frac{SF_{ci}}{R_c}$$

Där  $SF_{ci}$  är utrymmet som arterna i samhället upptar, medan  $R_c$  är artens absoluta räckvidd.

Den funktionella jämnheten beskriver hur jämnt arternas abundans är fördelade mellan de uttryckta egenskapskategorierna (Villéger et al. 2008) och beräknades med följande formel:

$$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min\left(PEW_i, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

Där  $PEW$  är den partiella vägda jämnheten, medan  $S$  är antalet arter.

Den funktionella divergensen representerar hur arternas abundans är utspridda över en egenskapsaxel. Exempelvis är den funktionella divergensen låg när den mest talrika arten har egenskaper som ligger nära mitten i den funktionella rymden. Den funktionella divergensen beskriver alltså hur arternas abundans är fördelad över den funktionella rymden (Villéger et al. 2008) och beräknas med följande formel:

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{wdG}}$$

Där  $\overline{dG}$  är medeltalet av det euklidiska avståndet (eng. Euclidean distance) från alla arter till tyngdpunkten på det funktionella planet.  $\Delta d$  är summan av de abundansvägda avvikelserna, medan  $\Delta d_{abs}$  är den absoluta abundansvägda avvikelserna för avståndet från planets mittpunkt (Villéger et al. 2008).

Den funktionella dispersionen representerar medelavståndet från alla arter till den vägd mitten av det funktionella planet och beräknas enligt följande:

$$D(TM) = 1 + (S - 1) \times FEve \times M'$$

Där  $S$  är antalet arter, den funktionella jämnheten är  $FEve$  och  $M$  är medeldispersionen.

För att jämföra den funktionella sammansättningen i evertebratsamhället, beräknades ett så kallat "community weighted mean" (härefter CWM) enligt följande formel:

$$CWM = \sum_{i=1}^R p_i t_i$$

Där  $p_i$  är den relativa abundansen av varje art och  $R$  är antalet arter, medan  $t_i$  är medeltalet av egenskaperna för varje art. Alla funktionella diversitetsindex beräknades med hjälp av FD-paketet i R och funktionen dbFD (Laliberté & Legendre 2010, Laliberté et al. 2014).

Generaliserade linjära blandmodeller (eng. Generalized linear mixed models, GLMM) användes för att jämföra evertebratsamhällenas (I) taxonomiska och funktionella (univariata) struktur mellan kolonier och kontrollöar. Detta gjordes med lme4-paketet i R, med glmer-funktionen (Bates et al. 2015). I alla modeller användes lokal som slumpmässig variabel, för att undvika pseudoreplikering. För de modeller där heltal användes (t.ex. den totala abundansen och det totala antalet arter), användes Poisson-fördelning, med log link funktionen i modellen. Däremot användes Gamma-fördelning med en invers link (eng. inverse link) funktion för de övriga modellerna där heltal inte användes. Illustrationer av resultaten gjordes i R med paketet ggplot2 (Wickham 2016).

För att besvara den andra frågeställningen (II) jämfördes samhällenas taxonomiska och funktionella sammansättning mellan koloni- och kontrollöar i olika områden med PERMANOVA (metod: permutation av residualer under en bestämd modell, antal permutationer: 9999). En PERMANOVA-analys använder sig av permutationer och undersöker responsen av en eller flera variabler på en eller flera faktorer (Anderson et al. 2008). För att illustrera resultaten från PERMANOVA-analysen och visualisera de potentiella skillnaderna, användes sk. multidimensional scaling (MDS). Ytterligare analyserades på vilket sätt proverna skiljde sig mellan kolonier, kontroller och områden med hjälp av en CLUSTER-analys med

Bray-Curtis likhet. Resultatet från CLUSTER-analysen användes sedan för att tydligare markera likheter mellan prover i MDS-figuren. För att undersöka vilka arter som potentiellt bidrog mest till skillnader i samhällena mellan kolonier och kontroller i olika områden användes en ANOSIM och en SIMPER-analys. En ANOSIM-analys räknar ut hur procentuellt olika de använda faktorerna är (i detta fall: område och koloni/kontroll) både mellan kombinationer av faktorer samt enskilt för varje faktor. Därefter beräknar SIMPER-analysen vilka variabler (i detta fall: arter eller egenskaper) som främst kan förklara hur lika eller olika faktorerna är. Ifall tydliga skillnader i arter eller egenskaper förekom mellan kolonier och kontroller, utfördes ytterligare en GLMM enligt samma metod som ovan, för att undersöka ifall skillnaderna var signifikanta eller inte. GLMM-analyser utfördes på de arter och modaliteter som bidrog mest till skillnader enligt SIMPER-analysen (procentuellt bidragande på över 20 % för arterna och över 1 % bidragande för modaliteterna).

För att besvara den tredje frågeställningen (**III**) visualiserades skillnader i miljövariabler med en principalkomponentanalys (eng. Principal component analysis, PCA). För att undersöka hur miljövariablerna bidrar till skillnader i samhällena eller egenskaper, användes en RELATE och en BIOENV-analys. Då beräknas den optimala kombinationen av förklarande faktorer som kan beskriva variation mellan provtagningslokaler. En DistLM-analys (avstånds-baserade linjära modeller), användes sedan för att undersöka vilka av miljövariablerna som förklarade variationen mellan prover bäst och visualiserades sedan med en dbDRA-graf.

Både infauna- och epifaunadata analyserades funktionellt och taxonomiskt. Eftersom epifaunadatet redan analysetats taxonomiskt och resultaten publicerats (se Gagnon et al. 2015, Gagnon 2016), inkluderades de re-analyserade taxonomiska analyserna av epifauna data som en bilaga (Bilaga 1), för att möjliggöra jämförelse mellan taxonomiska och funktionella skillnader i epifaunasamhället.

Alla analyser utfördes i PRIMER version 6.1.16 (Clarke & Gorley 2006) och Rstudio version 1.2.5033 under R version 3.6.2 (Rstudio Team 2019).



### 3 Resultat

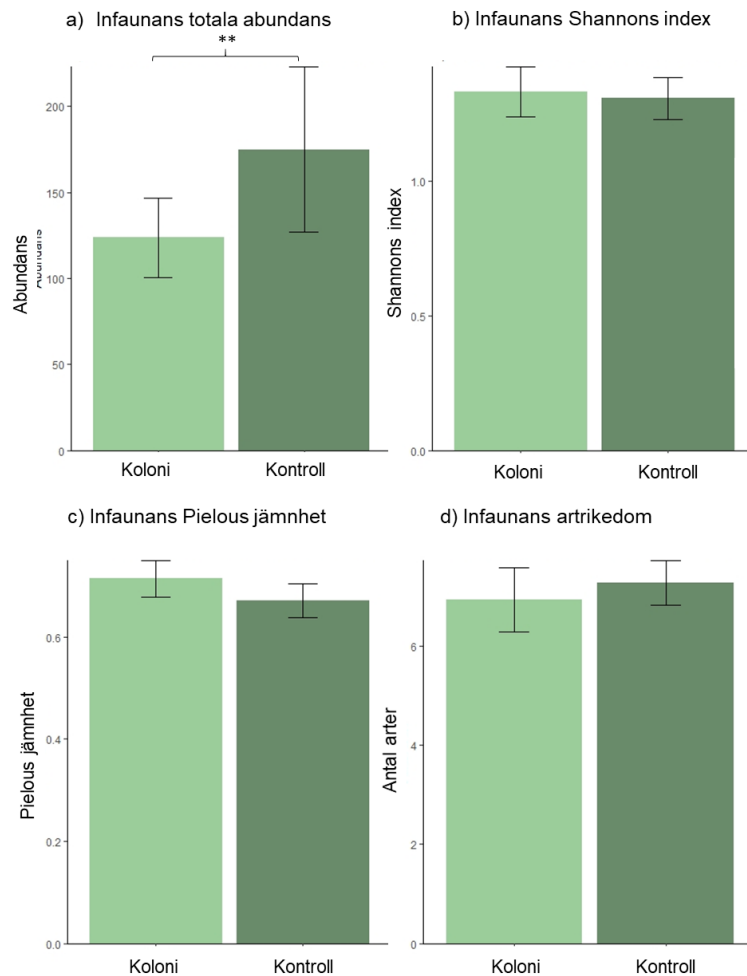
#### 3.1 Taxonomiska & funktionella skillnader i samhällen mellan skarvkolonier & kontrollöar

##### 3.1.1 Taxonomiska skillnader i infaunasamhället

En statistiskt signifikant skillnad förekom i den totala abundansen ( $p < 0,0222$ , Tabell 4) mellan kolonier och kontroller, med ett högre antal individer vid kontroller än vid kolonier (Figur 3a). Däremot förekom ingen signifikant skillnad i varken Shannons diversitetsindex, Pielous jämnhet eller artrikedom mellan kontroller och kolonier ( $p = 0,64$  respektive  $p = 0,605$  och  $p = 0,816$ , Figur 3b-d).

Tabell 4. De estimerade regressionsparametrarna, standardfelen (SE), Z-test statistiken och den statistiska signifikansen för den totala abundansen för kolonier och kontroller för en gamma GLMM.

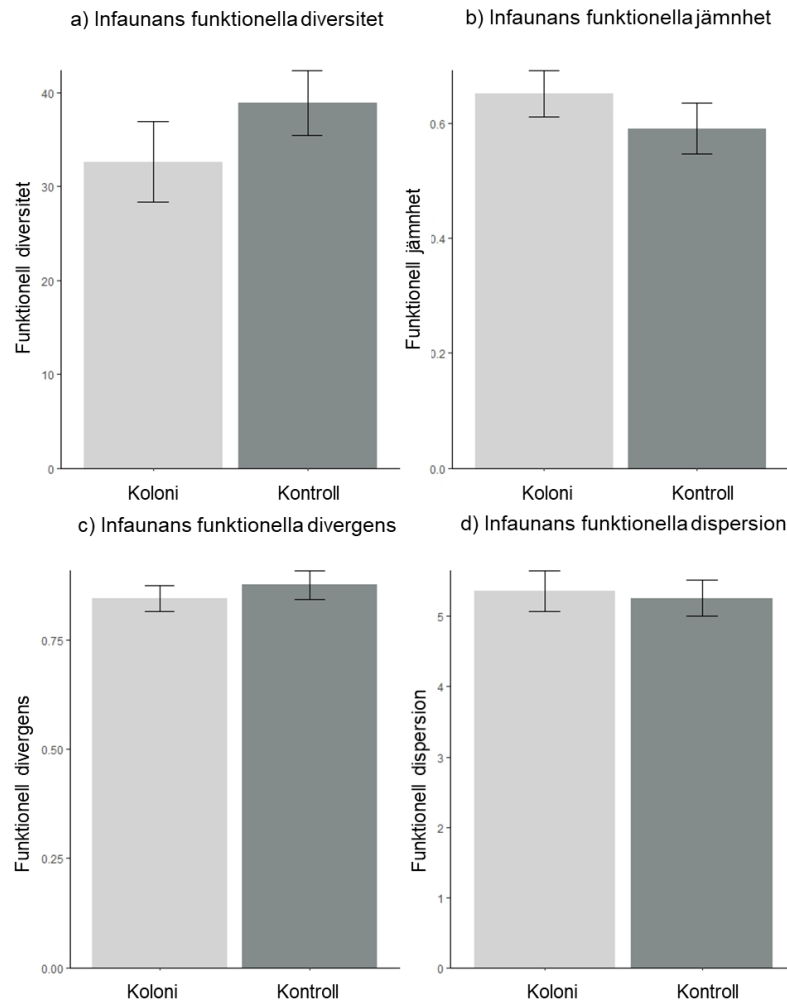
Fixade effekter	Estimat	SE	Z	p
Intercept	4.8211	0.1097	43.962	<2e-16 ***
Koloni/Kontroll	0.3538	0.1547	2.288	0.0222 *



Figur 3. Stapeldiagram över skillnaden i a) den totala abundansen, b) Shannons index, c) Pielous index och d) artrikedomen för infaunan. En signifikant skillnad förekom mellan kolonier och kontroller i a) den totala abundansen, vilket även markerats med (\*\*). Standardfelet representeras av felstaplarna. Notera skillnader i skalorna.

### 3.1.2 Funktionella skillnader i infaunasamhället

För infaunan förekom ingen signifikant skillnad i den funktionella diversiteten ( $p = 0,3405$ , Figur 4a), den funktionella jämnheten ( $p = 0,4278$ , Figur 4b), den funktionella divergensen ( $p = 0,5780$ , Figur 4c) eller den funktionella dispersionen ( $p = 0,5780$ , Figur 4d) mellan kolonier och kontroller.



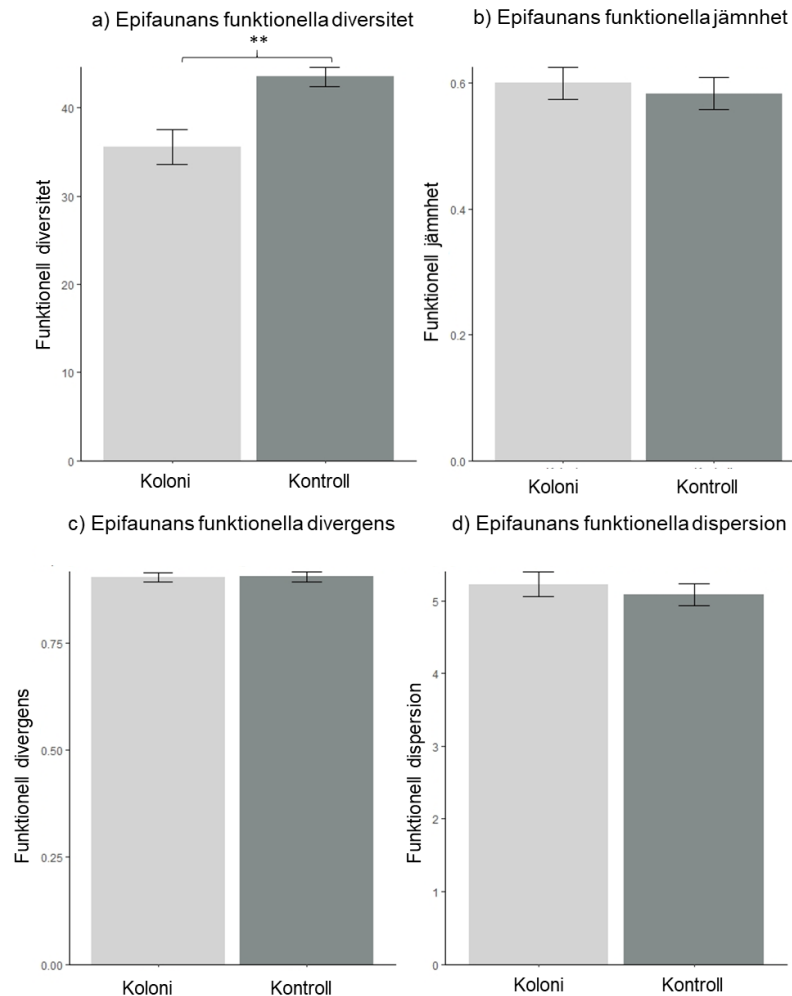
Figur 4. Stapeldiagram över skillnaden i den funktionella a) diversiteten b) jämnheten, c) divergensen och d) dispersionen för infaunan. Standardfelet representeras av felstaplarna. Notera skillnader i skalorna.

### 3.1.3 Funktionella skillnader i epifaunasamhället

För de funktionella diversitetsmått för epifaunan observerades en signifikant skillnad i den funktionella diversiteten ( $p = 0,00625$ , Tabell 5), med högre funktionell diversitet vid kontrollöar (Figur 5a). Däremot observerades inte någon skillnad för den funktionella jämnheten ( $p = 0,829$ ), för den funktionella dispersionen ( $p = 0,834$ ) eller för den funktionella divergensen ( $p = 0,956$ , Figur 5b-d).

Tabell 5. De estimerade regressionsparametrarna, standardfelen (SE), Z-test statistiken och den statistiska signifikansen för den funktionella diversiteten för kolonier och kontroller för en gamma GLMM.

Fixade effekter	Estimat	SE	Z	p
Intercept	0,028248	0.001466	19,268	$< 2e-16$ ***
Koloni/kontroll	0.3538	0.001902	-2,734	0.00625**



Figur 5. Stapeldiagram över skillnaden i den funktionella a) diversiteten b) jämnheten, c) divergensen och d) dispersionen för epifaunan. En signifikant skillnad förekom mellan kolonier och kontroller för den funktionella diversiteten, vilket även markerats med (\*\*). Standardfelet representeras av felstaplarna. Notera skillnader i skalorna.

## 3.2 Skillnader i den taxonomiska och funktionella sammansättningen mellan kolonier & kontroller

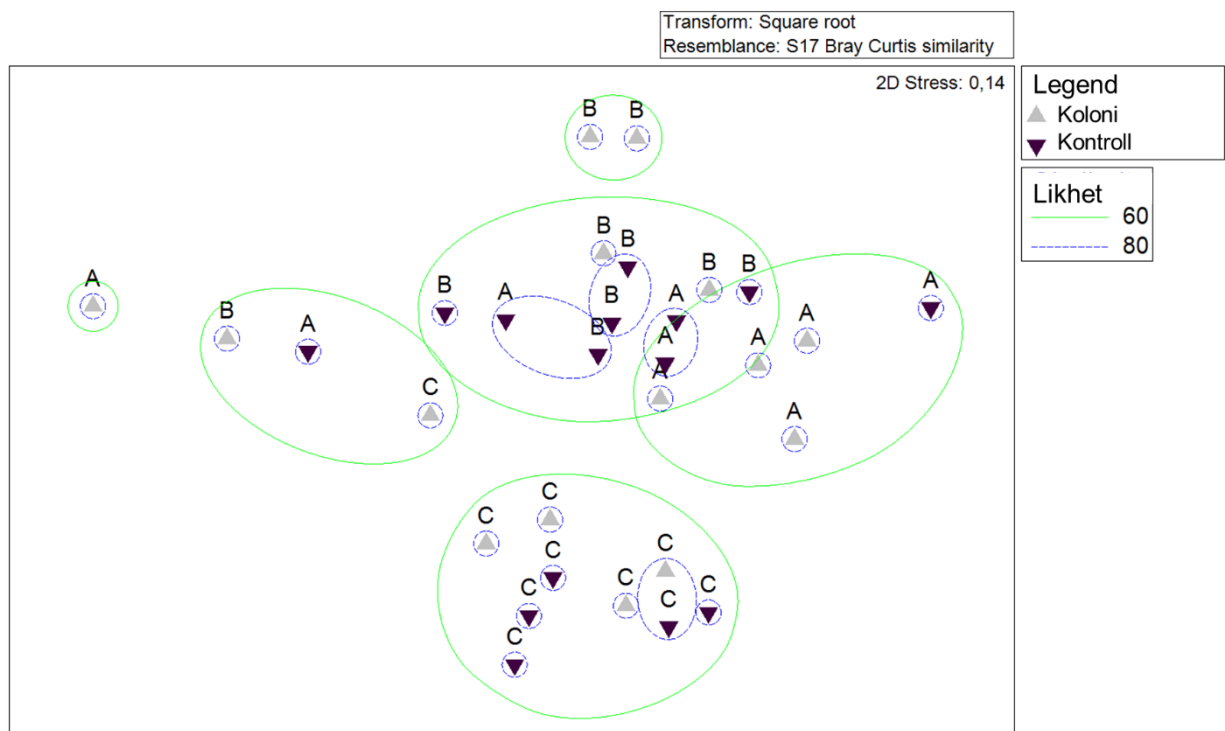
### 3.2.1 Skillnader i den taxonomiska sammansättningen för infaunasamhället

PERMANOVA-analysen antydde en statistiskt signifikant skillnad i artsammansättningen mellan provtagningsområden (Pseudo-F = 6,7054, P(MC) = 0,001, Tabell 6), medan det inte förekom en signifikant skillnad mellan kolonier och kontroller (Pseudo-F = 1,7244; P(MC) = 0,14) eller mellan kolonier och kontroller inom områden (Pseudo-F = 1,1588, P(MC) = 0,309). Detta stöddes även av MDS modellen och CLUSTER-analysen (Figur 6 & 7), där prover från område C, d.v.s. Nystad, alla uppvisar cirka 60% likhet.

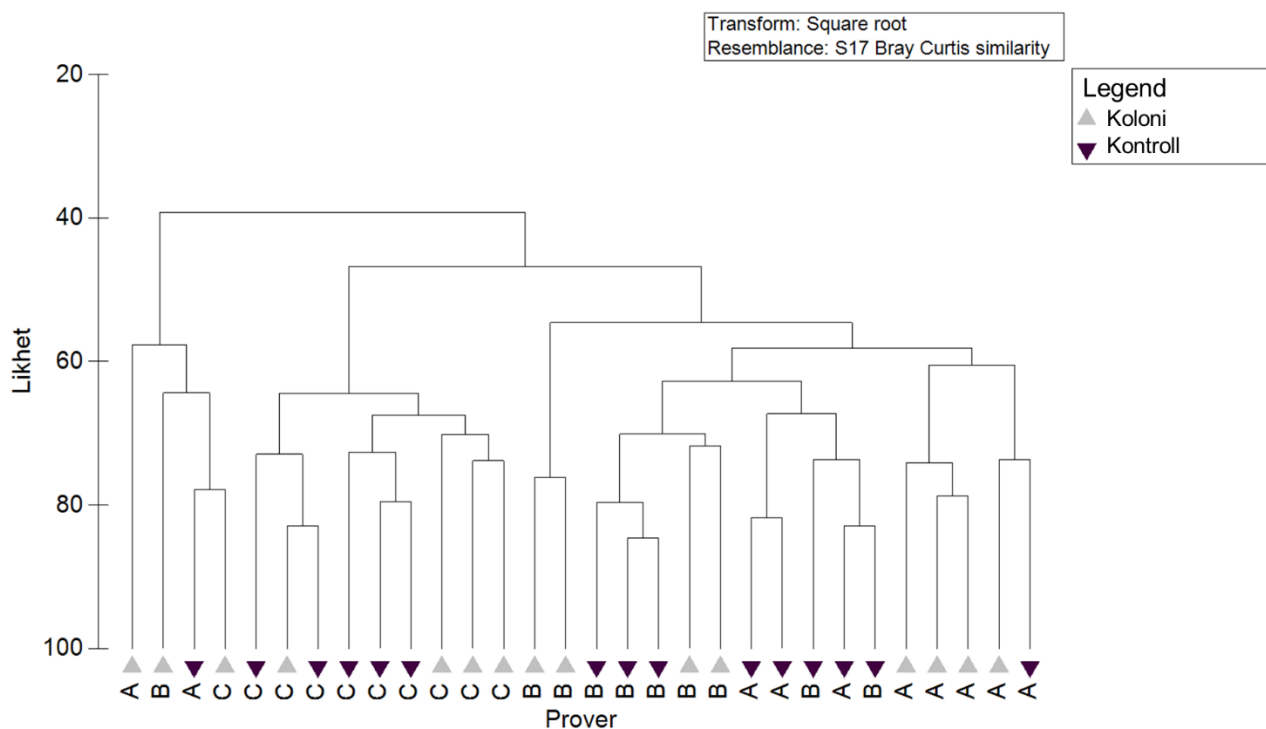
ANOSIM-analysen gav ett signifikant resultat ( $p = 0,0001$ ), d.v.s. förekom det en skillnad i infaunasamhället. Resultaten från SIMPER-analysen tydde på att det fanns ett antal arter eller grupper som bidrog till skillnader i samhällena. *Hydrobia* spp. och Oligochaeta var två grupper som oftast bidrog till samhällets uppbyggnad. Detta var fallet för kolonier och kontroller samt för alla andra områden förutom Nystad. I Nystad var den arten som bidrog mest till samhället *Macoma balthica* (Tabell 7).

Tabell 6. Tabell över PERMANOVA-resultaten för infaunasamhällets taxonomiska struktur mellan områden.

Källa	df	SS	MS	P(perm)	Unika permutationer	P(MC)
Område	2	12004	6001,8	0,001	9932	0,001
Residualer	24	21482	895,07			
Totalt	29	37103				



Figur 6. MDS över lokaler, där färgkodningen går enligt områden (grå är koloni och svart är kontroll). Område A är Korpo, område B är Velkua och område C är Nystad. Likheten mellan sampel är baserat på resultaten från CLUSTER-analysen (Figur 7), där grön linje är 60 % likhet, medan blå streckad linje är 80 % likhet.



Figur 7. CLUSTER-diagram (SIMPER) över taxonomiska likheter mellan infauna proverna, enligt Bray-Curtis likhet. Område A är Korpo, Område B är Velkua och område C är Nystad.

Tabell 7. Resultaten från SIMPER-analysen för de strukturella skillnaderna i infaunasamhällena. De artgrupper som ingår i tabellen förklarar mest den taxonmiska strukturen för samhället.

Grupper	Medel likhet	Artgrupp	Medelabundans	Medel likhet	Likhet/SD	Bidragande %
Koloni	57,96	<i>Hydrobia</i> spp.	6,74	20,43	2,22	35,24
		Oligochaeta	4,23	12,47	2,25	21,52
Kontroll	63,92	<i>Hydrobia</i> spp.	7,71	21,61	2,55	33,80
		Oligochaeta	5,55	13,70	2,41	21,43
Området Korpo	53,54	<i>Hydrobia</i> spp.	8,28	19,00	2,58	35,48
		Oligochaeta	4,70	9,20	2,02	17,19
Området Velkua	62,78	<i>Hydrobia</i> spp.	8,57	28,22	3,40	44,95
		Oligochaeta	5,53	17,49	3,49	27,86
Området Nystad	66,51	<i>Macoma balthica</i>	6,34	18,65	6,34	28,04
		<i>Hydrobia</i> spp.	4,82	15,83	2,90	23,80

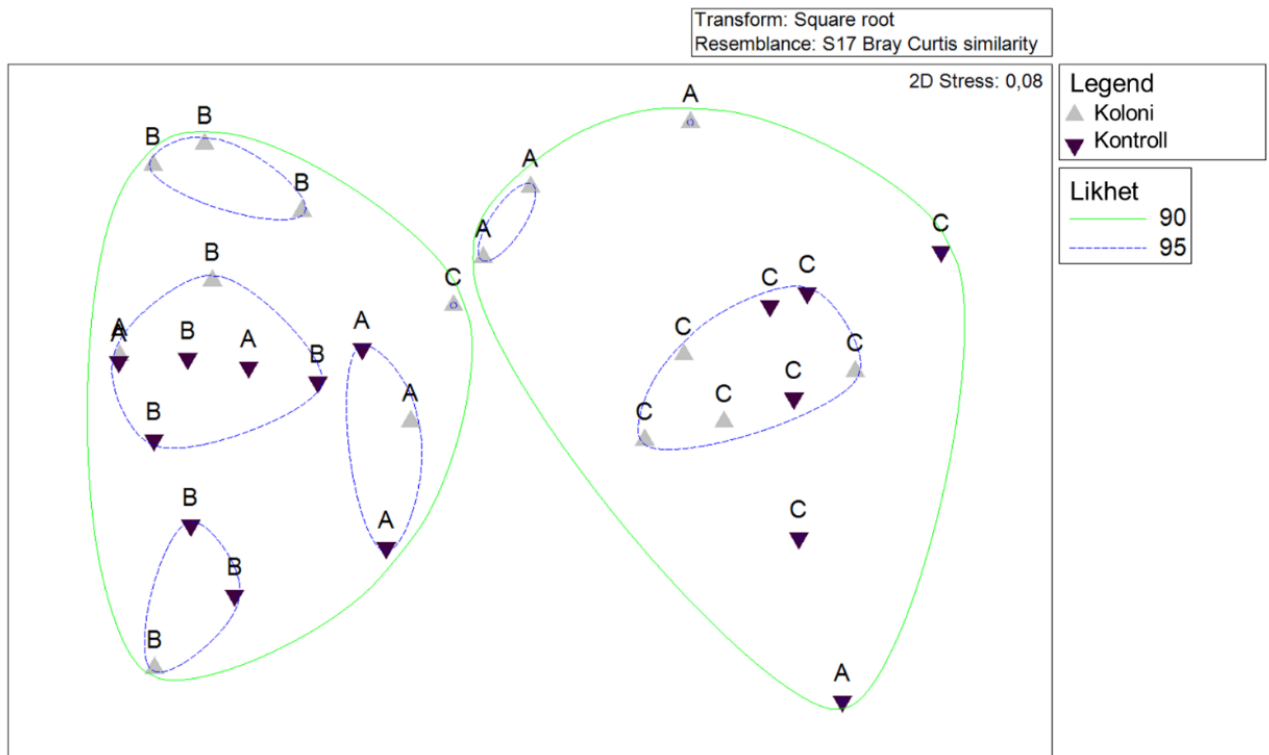
### 3.2.2 Skillnader i den funktionella sammansättningen för infaunasamhället

För den funktionella sammansättningen i infaunasamhället framkom en signifikant skillnad mellan områden (Pseudo-F = 14,028, P(MC) = 0,001, Tabell 8, Figur 8), men inte en signifikant skillnad mellan kolonier och kontroller (Pseudo-F = 2,0412, P(MC) = 0,11). Resultatet var inte heller signifikant för kombinationen kolonier och kontroller inom områden (Pseudo-F = 1,2367, P(MC) = 0,2924). Denna skillnad mellan områden framkom även i CLUSTER-diagrammet (Figur 9), där proverna var mera grupperade enligt områden, än enligt kolonier och kontroller och område C avviker mest från resten. Likheten mellan alla prover var relativt hög (Figur 9).

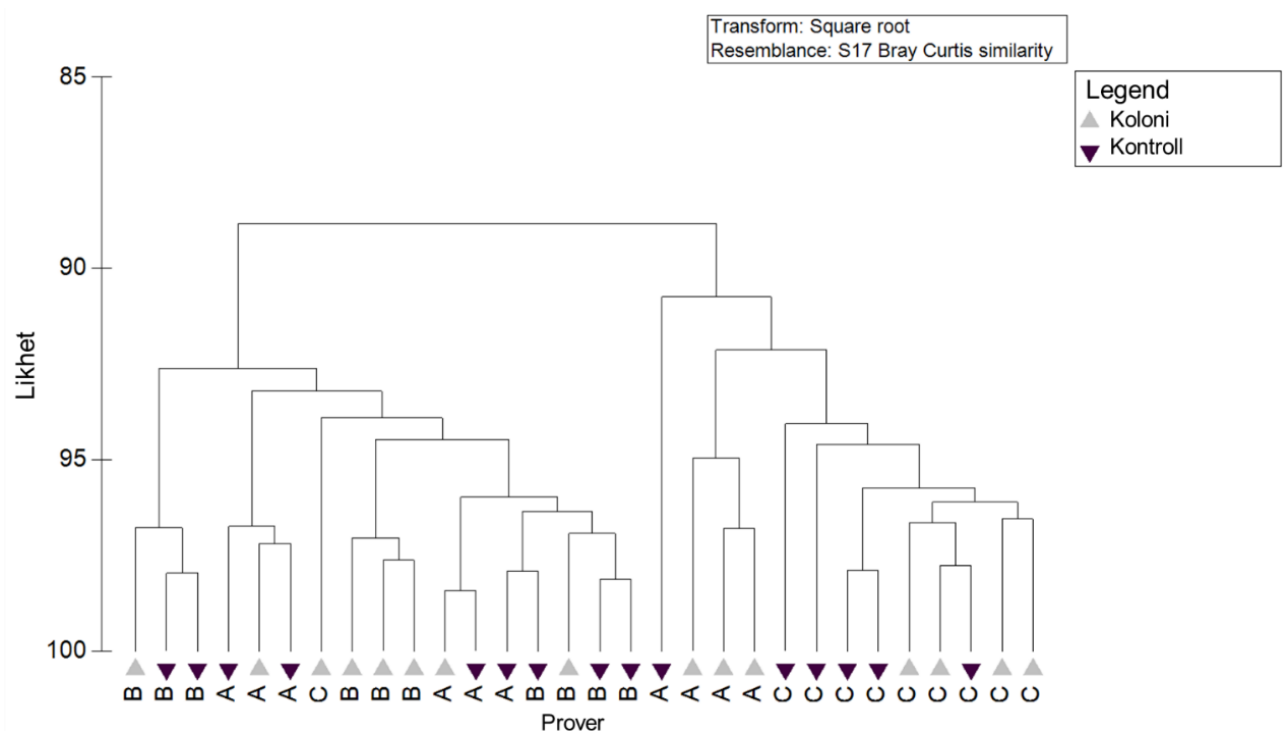
Resultatet från PERMANOVA-analysen stöddes också av ANOSIM- och SIMPER-analysen. ANOSIM-analysen gav ett signifikant resultat ( $p = 0,015$ ) och enligt SIMPER-analysen fanns det en skillnad i vilka egenskaper som bidrog till skillnader mellan områden, medan sammansättningen av egenskaper mellan kolonier och kontroller inte uppvisade någon variation. De egenskaperna som bidrog till skillnader mellan områden gjorde det i relativt liten skala (Tabell 9). De egenskaper och modaliteter som mest bidrog till samhällenas struktur var spridningsvana - *lokal*, position i miljön - *epibentisk*, sexuell differentiering - *särkönad* och rörelsetyp - *krypare* (Tabell 9).

Tabell 8. Tabell över PERMANOVA-resultaten för infaunasamhällets funktionella struktur mellan områden.

Källa	df	SS	MS	P(perm)	Unika permutationer	P(MC)
Områden	2	632,12	316,06	0,0001	9948	0,001
Residualer	24	540,71	22,53			
Totalt	29	1274,5				



Figur 8. MDS över lokalerna från analysen av de funktionella skillnaderna i infaunasamhället, där färgkodningen går enligt kolonier och kontroller (kolonier ljusgrå och kontroller svarta). Område A är Korpo, område B är Velkua och område C är Nystad. Likheten mellan proverna är baserat på resultaten från CLUSTER-analysen (Figur 9), där grön linje är 90 % likhet, medan blå streckad linje är 95 % likhet.



Figur 9. CLUSTER-diagram (SIMPER) över de funktionella likheterna mellan infauna proverna, enligt Bray-Curtis likhet. Område A är Korpo, Område B är Velkua och område C är Nystad.



Tabell 9. Resultaten från SIMPER-analysen för infaunans funktionella del. De modaliteter som visas i tabellen förklarar mest den funktionella strukturen för samhället inom de grupper som nämns i tabellen.

Grupper	Medel likhet	Modalitet	Medel CWM	Medel likhet	Likhet/SD	Bidragande %
Koloni	93,90	<i>Krypare</i>	2,13	4,27	9,74	4,55
		<i>Lokal</i>	2,03	4,04	17,10	4,31
		<i>Epibentisk</i>	1,86	3,72	7,25	3,96
Kontroll	94,30	<i>Krypare</i>	2,10	4,23	6,42	4,49
		<i>Lokal</i>	2,07	4,17	11,61	4,42
		<i>Särkönad</i>	1,79	3,61	10,00	3,82
Området Korpo	92,27	<i>Krypare</i>	2,12	4,13	9,70	4,47
		<i>Lokal</i>	1,98	3,93	13,42	4,26
		<i>Särkönad</i>	1,84	3,71	48,14	4,02
Området Velkua	94,93	<i>Krypare</i>	2,34	4,88	35,43	5,14
		<i>Lokal</i>	2,15	4,38	19,30	4,62
		<i>Epibentisk</i>	2,03	4,17	21,01	4,39
Området Nystad	95,10	<i>Lokal</i>	2,01	4,00	23,01	4,21
		<i>Särkönad</i>	1,93	3,88	27,20	4,08
		<i>Krypare</i>	1,88	3,75	15,47	3,94

### 3.2.3 Skillnader i den funktionella sammansättningen för epifaunasamhället

PERMANOVA-analysen tydde på att det förekom signifikanta skillnader mellan kolonier och kontroller (Pseudo-F = 14,205, P(MC) = 0,001) och mellan områden (Pseudo-F = 15,046, P(MC) = 0,001). Ytterligare var resultatet signifikant för kolonier och kontroller inom områden (Pseudo-F = 9,4443, P(MC) = 0,001, Tabell 10, Figur 10). Detta resultat framkom även i CLUSTER-diagrammet (Figur 11), där kolonier och kontroller bildade grupperingar med relativt stora likheter.

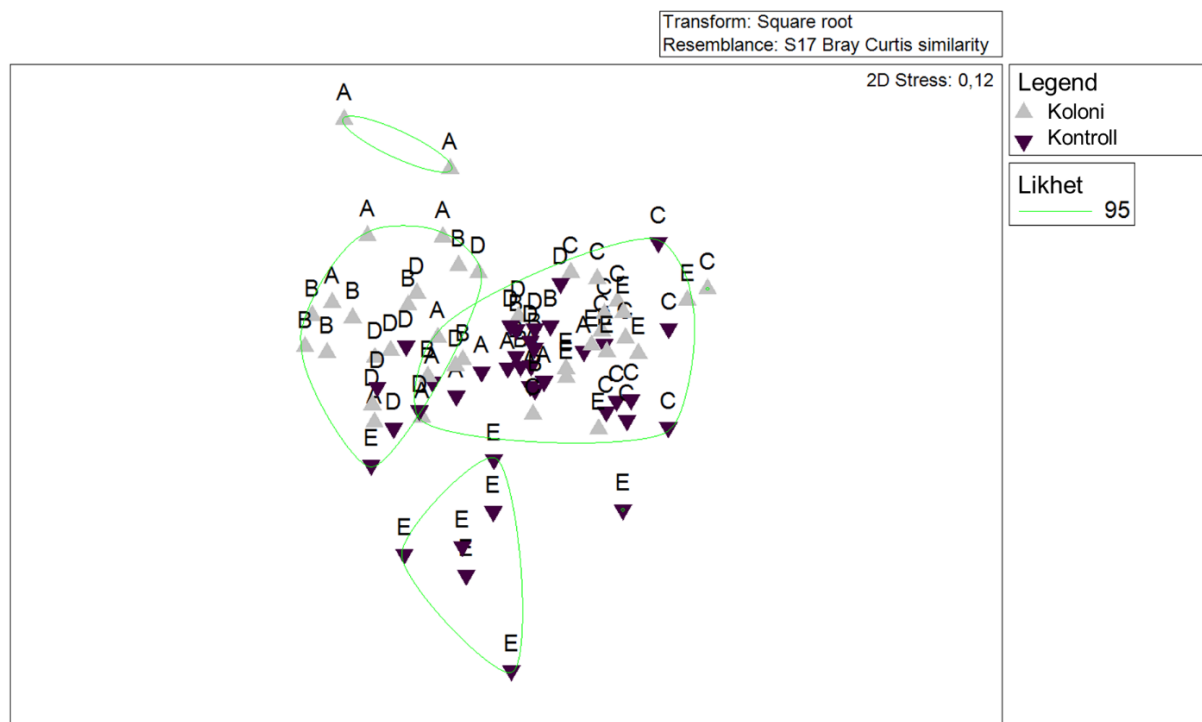
Även resultatet från ANOSIM-analysen var signifikant ( $p = 0,001$ ), vilket också stöddes av SIMPER-analysen, där det framkom en skillnad i vilka egenskaper och modaliteter som mest bidrar till skillnader i samhällena. Många modaliteter var samma mellan områden; spridningsvana – *lokal* och *långdistans*, rörelsetyp – *krypare* och position i miljön – *bentisk-pelagisk* (Tabell 11). De modaliteter som bidrog till skillnader mellan kolonier och kontroller var däremot ofta rörelse- och födorelaterade, t.ex. rörelsetyp – *simmare*, födoposition – *detrivor* och reproduktiv frekvens – *årlig kortvarig* (Tabell 12).

Eftersom det förekom en skillnad i modaliteter mellan kolonier och kontroller, utfördes en GLMM på resultaten från SIMPER-analysen, för att säkerställa signifikanta skillnader. Enligt GLMM var CWM för storlek – *1-3cm*, födoanskaffningsmetod – *käke*, födoposition – *selektiv* och födovana –

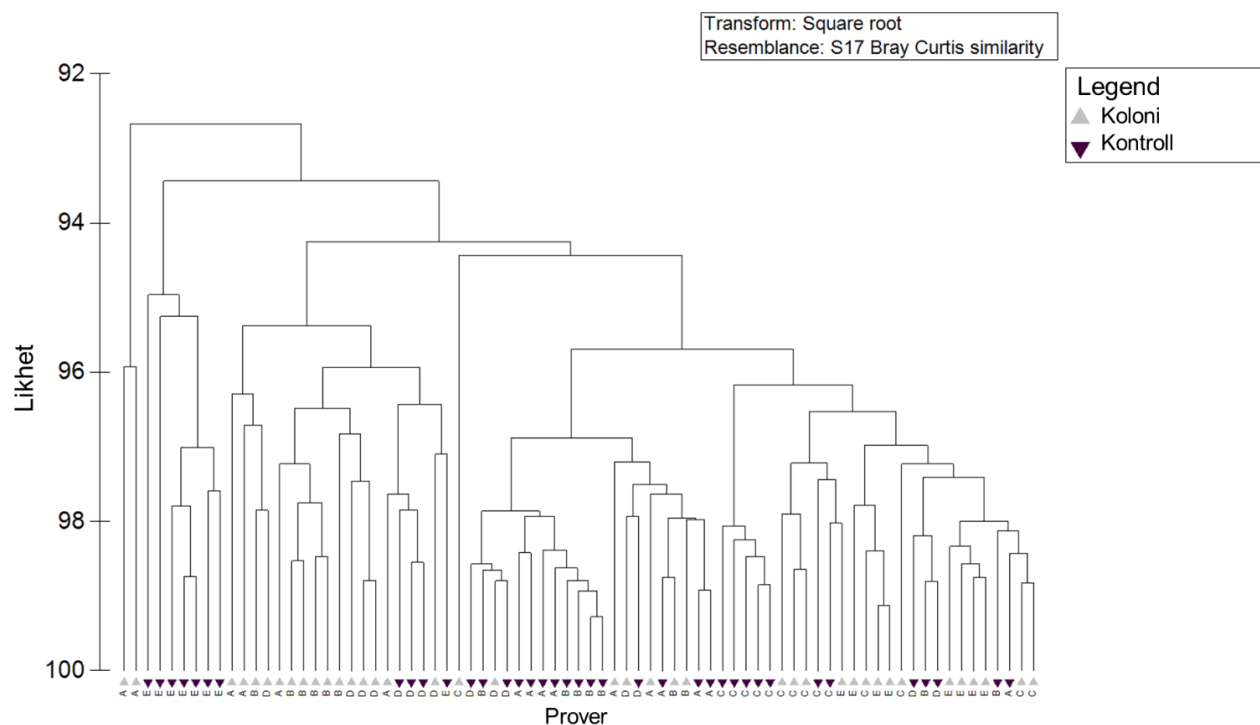
*herbivor bitare* signifikant högre vid kolonier än vid kontroller. Ytterligare var CWM för rörlighet - *mobil* och rörelsetyp – *simmare* signifikant högre vid kolonier än vid kontroller. Däremot var CWM för födoanskaffningsmetod - *sifon* och *radula*, födoposition – *suspensionsätare*, rörlighet – *mobil* och position i miljön – *infauna grund* signifikant högre vid kontroller än vid kolonier (Tabell 13 o& 14).

Tabell 10. Tabell över PERMANOVA-resultaten för skillnaderna i epifaunasamhällets funktionella struktur.

Källa	df	SS	MS	P(perm)	Unika permutationer	P(MC)
Koloni & Kontroll	1	87,507	87,507	0,0001	9948	0,0001
Områden	4	370,76	92,689	0,0001	9916	0,0001
Koloni&Kontroll x områden	4	232,72	58,179	0,0001	9927	0,0001
Residualer	67	412,74	6,1602			
Totalt	76	1106				



Figur 10. MDS över lokalerna från analysen av de funktionella skillnaderna i epifaunasamhället, där färgkodningen går enligt kolonier och kontroller (kolonier ljusgrå och kontroller svarta). Område A är Luvia, Område B är Eurajoki/Raumo, Område C är Nystad, Område D är Gustavs och område E är Åboland. Likheten mellan proverna är baserade på CLUSTER-analysen (Figur 11), där ett grönt streck är 95 % likhet.



Figur 11. CLUSTER-diagram (SIMPER) över de funktionella likheterna mellan epifauna proverna, enligt Bray-Curtis likhet. Område A är Luvia, Område B är Eurajoki/Raumo, Område C är Nystad, Område D är Gustavs och område E är Åboland.

Tabell 11. Resultaten från SIMPER-analysen för epifaunans funktionella del. De modaliteter som presenteras i tabellen förklarar mest den funktionella strukturen för samhället inom kolonier respektive kontroller.

Grupper	Medel likhet	Modalitet	Medel CWM	Medel likhet	Likhet/SD	Bidragande %
Koloni	96,58	<i>Lokal</i>	2,18	4,25	17,30	4,41
		<i>Krypare</i>	2,04	3,98	17,04	4,13
		<i>Långdistans</i>	1,91	3,74	15,24	3,87
		<i>Epibentisk</i>	1,87	3,68	34,43	3,81
		<i>Särkönad</i>	1,68	3,31	47,24	3,42
Kontroll	97,04	<i>Lokal</i>	2,18	4,26	18,33	4,39
		<i>Krypare</i>	2,04	3,95	21,50	4,07
		<i>Epibentisk</i>	1,86	3,65	37,53	3,76
		<i>Långdistans</i>	1,82	3,52	16,08	3,63
		<i>Drivare</i>	1,69	3,30	21,20	3,41

Tabell 12. Resultaten från SIMPER-analysen för epifaunans funktionella del. I tabellen presenteras de modaliteter som bidrar mest till skillnaderna mellan olikheten mellan kolonier och kontroller.

Modaliteter	Koloni	Kontroll			
	Medel CWM	Medel CWM	Medel olikhet	Oikhet/SD	Bidragande %
<i>Simmare</i>	1,55	1,40	0,17	1,37	3,48
<i>Detrivor</i>	1,41	1,49	0,16	1,42	3,29
<i>Ärlig kortvarig</i>	0,38	0,46	0,16	1,51	3,17
<i>Sifon</i>	0,38	0,46	0,16	1,51	3,17
<i>Radula</i>	0,51	0,59	0,16	1,46	3,13
<i>Lokal</i>	2,18	2,20	0,15	1,13	3,02
<i>Storlek 1-5 mm</i>	0,40	0,45	0,15	1,43	3,00

Tabell 13. Resultaten från SIMPER-analysen som är mest relevanta modaliteterna för hypoteserna i denna avhandling. De modaliteter som uppvisade signifikanta resultat i GLMM har markerats med grön färg, medan de som uppvisade icke-signifikanta resultat har markerats med orange färg.

Egenskap	Modaliteter	Koloni	Kontroll			
		Medel CWM	Medel CWM	Medel olikhet	Oikhet/SD	Bidragande %
Storlek	<i>5-1 cm</i>	0,40	0,45	0,15	1,43	3,00
	<i>1-5 mm</i>	1,41	1,49	0,16	1,42	3,29
	<i>1-3 cm</i>	0,38	0,46	0,16	1,51	3,17
Födo- anskaffnings- metod	<i>Sifon</i>	0,38	0,46	0,16	1,51	3,17
	<i>Radula</i>	0,51	0,59	0,16	1,46	3,13
	<i>Käke</i>	2,18	2,20	0,15	1,13	3,02
	<i>Nät</i>	0,40	0,45	0,15	1,43	3,00
Födoposition och födovana	<i>Ytätare</i>	1,25	1,31	0,13	1,53	2,65
	<i>Selektiv</i>	1,35	1,25	0,11	1,44	2,32
	<i>Suspensionsätare</i>	1,20	1,25	0,11	1,55	2,26
	<i>Detrivor</i>	1,41	1,49	0,16	1,42	3,29
	<i>Herbivor betare</i>	1,32	1,35	0,10	1,39	2,10
	<i>Herbivor bitare</i>	1,19	1,14	0,06	1,36	1,31
	<i>Asätare</i>	1,09	1,06	0,05	1,22	0,99
Rörlighet	<i>Semimobil</i>	0,23	0,28	0,11	1,53	2,25
	<i>Mobil</i>	0,91	0,88	0,06	1,79	1,31
Rörelsetyp	<i>Simmare</i>	1,55	1,40	0,17	1,37	3,48
	<i>Krypare</i>	2,04	2,02	0,12	1,35	2,48
	<i>Drivare</i>	1,69	1,69	0,10	1,42	1,92
Position i miljön	<i>Infaua grund</i>	1,23	1,31	0,14	1,40	2,93
	<i>Epibentisk</i>	1,87	1,85	0,05	1,32	0,98

Tabell 14. De estimerade regressionsparametrarna, standardfelen (SE), Z-test statistiken och den statistiska signifikansen för de mest relevanta modaliteterna mellan kolonier och kontroller för en gamma GLMM.

Modalitet	Fixade effekter	Estimat	SE	Z	p
<i>l-3cm</i>	Intercept	0,56598	0,01950	29,021	<2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	0,07069	0,02601	2,718	0,00657 **
<i>Sifon</i>	Intercept	7,251	0,833	8,705	<2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	-2,676	1,062	-2,519	0,0118 *
<i>Radula</i>	Intercept	3,6006	0,3043	11,831	<2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	-0,7864	0,3795	-2,072	0,0383 *
<i>Käke</i>	Intercept	2,1784	0,2168	10,050	<2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	0,9124	0,2856	3,194	0,0014 **
<i>Selektiv</i>	Intercept	0,55661	0,02100	26,499	< 2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	0,10213	0,02793	3,657	0,000255 ***
<i>Susupensionsätare</i>	Intercept	0,71389	0,02592	27,539	<2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	-0,08281	0,03315	-2,498	0,0125 *
<i>Herbivor bitare</i>	Intercept	0,71727	0,02190	32,747	<2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	0,07003	0,02825	2,479	0,0132 *
<i>Asätare</i>	Intercept	0,83940	0,01474	56,934	< 2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	0,05488	0,01965	2,792	0,00523 **
<i>Semimobil</i>	Intercept	18,734	2,458	7,621	2,53e-14 ***
	Koloni/Kontroll	-6,559	3,120	-2,102	0,0355 *
<i>Mobil</i>	Intercept	1,20229	0,03458	34,769	<2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	0,10536	0,04451	2,367	0,0179 *
<i>Simmare</i>	Intercept	0,42078	0,01945	21,63	< 2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	0,10835	0,02643	4,10	4,14e-05 ***
<i>Infaua grund</i>	Intercept	0,67248	0,03378	19,910	<2e-16 ***
	Koloni/Kontroll	-0,09099	0,04391	-2,072	0,0382 *

\*\*\*  $p < 0,001$ , \*\*  $p < 0,01$ , \*  $p < 0,05$

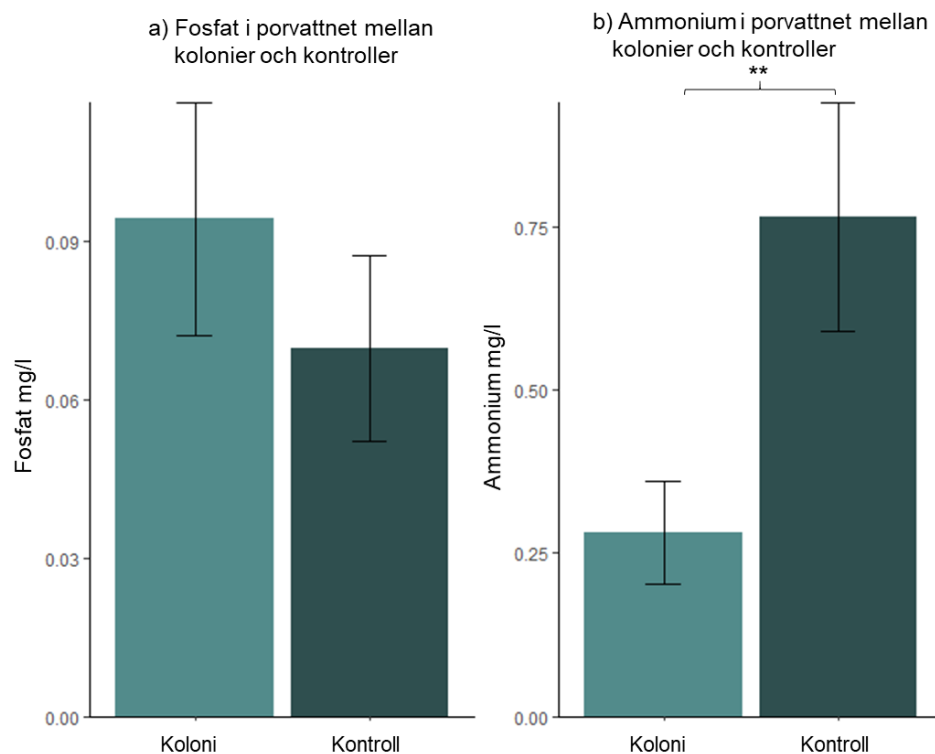
### 3.3 Miljövariabler & deras inverkan på evertebratsamhällenas funktionella & taxonomiska skillnader

#### 3.3.1 Skillnader i miljövariabler för infaunaundersökningen

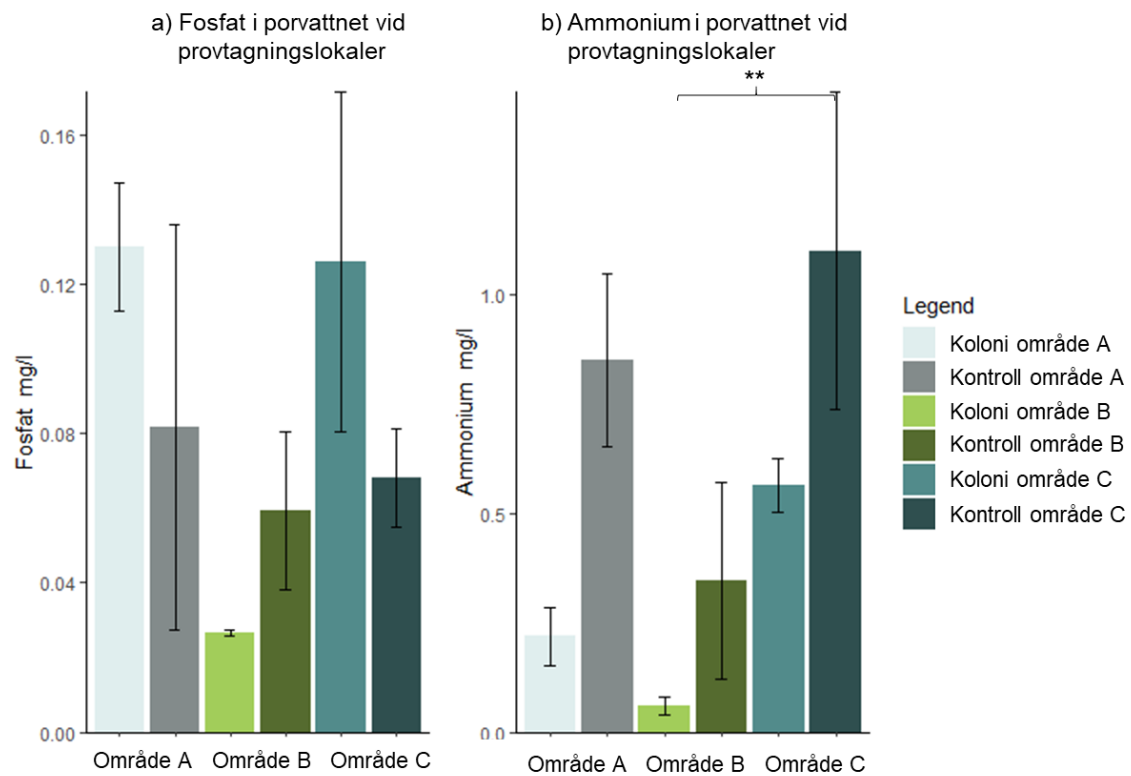
För mängden näringsämnen i porvattnet observerades ingen signifikant skillnad mellan kolonier och kontroller för fosfat ( $p = 0,6583$ ), medan det förekom en signifikant skillnad för mängden ammonium mellan kolonier och kontroller ( $p = 0,0228$ ), med högre ammoniumhalter vid kontroller än vid kolonier (Figur 12). Skillnaden i ammonium mellan provtagningslokaler var signifikant ( $p = 0,0217$ ), där det främst fanns en signifikant avvikelse mellan kontrollen i

Nystad och kolonin i Velkua ( $p = 0,041$ ) (Figur 13b). För fosfat förekom ingen signifikant skillnad mellan provtagningslokaler (Figur 13a). För näringsämnena i vattenkolumnen förekom inga signifikanta skillnader vare sig mellan provtagningslokaler (fosfat  $p = 0,694$  och ammonium  $p = 0,8104$ ) eller mellan kolonier och kontroller (fosfat  $p = 0,7155$  och ammonium  $p = 0,8544$ ). Inte heller organisk halt uppvisade skillnader mellan kolonier och kontroller ( $p = 0,1451$ ) eller mellan provtagningslokaler ( $p = 0,1618$ ).

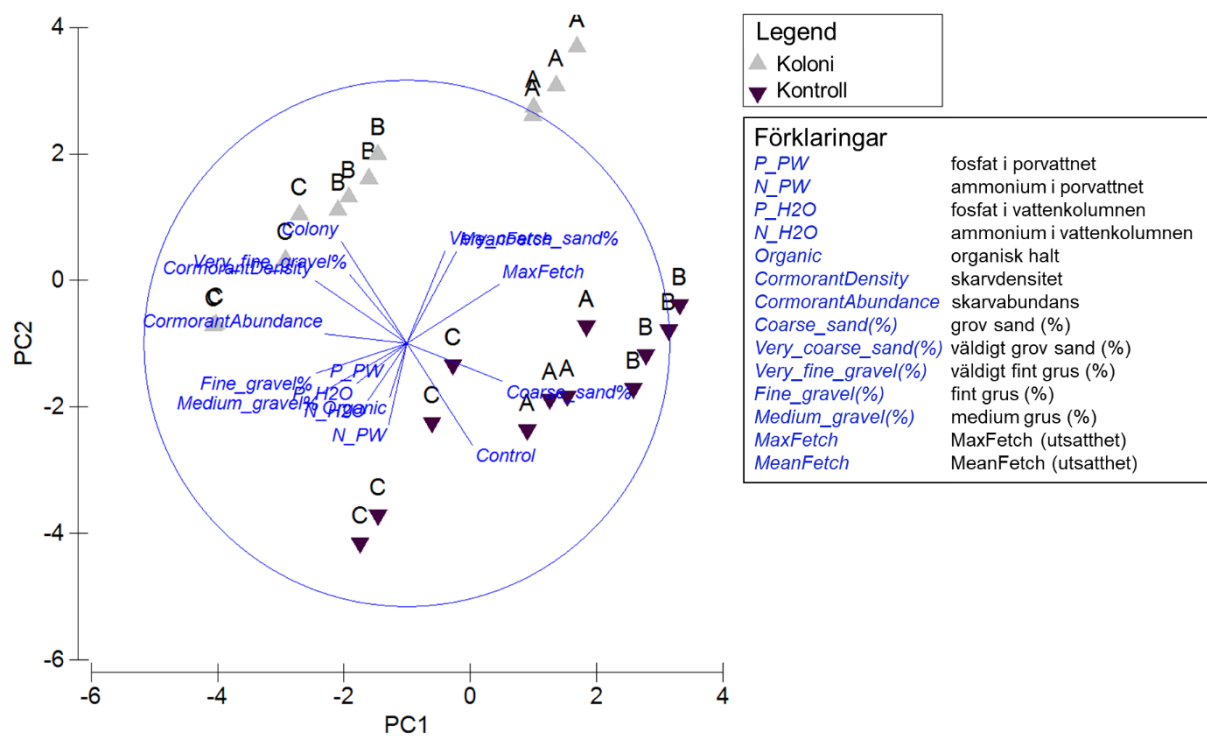
Överlag noterades en tydlig skillnad i miljövariabler mellan kolonier och kontroller (Figur 14). Främst verkade skarvdensiteten och skarvabundansen utgöra de visuella skillnaderna mellan kolonier och kontroller. Utöver detta karaktäriseras kolonierna i Nystad och Velkua av mycket fint grus (%), medan kolonin i Korpo karaktäriserades av mycket fin sand (%) och MeanFetch. Kontrollerna i Korpo och Velkua kännetecknades av grov sand (%) och MaxFetch, medan kontrollen i Nystad präglades av ammoniumhalten i porvattnet (Figur 14).



Figur 12. Skillnaderna i a) fosfat och b) ammonium mellan kolonier och kontroller. En signifikant skillnad förekom mellan kolonier och kontroller för mängden ammonium i porvattnet, vilket även markerats med (\*\*). Notera skillnader i skalor.



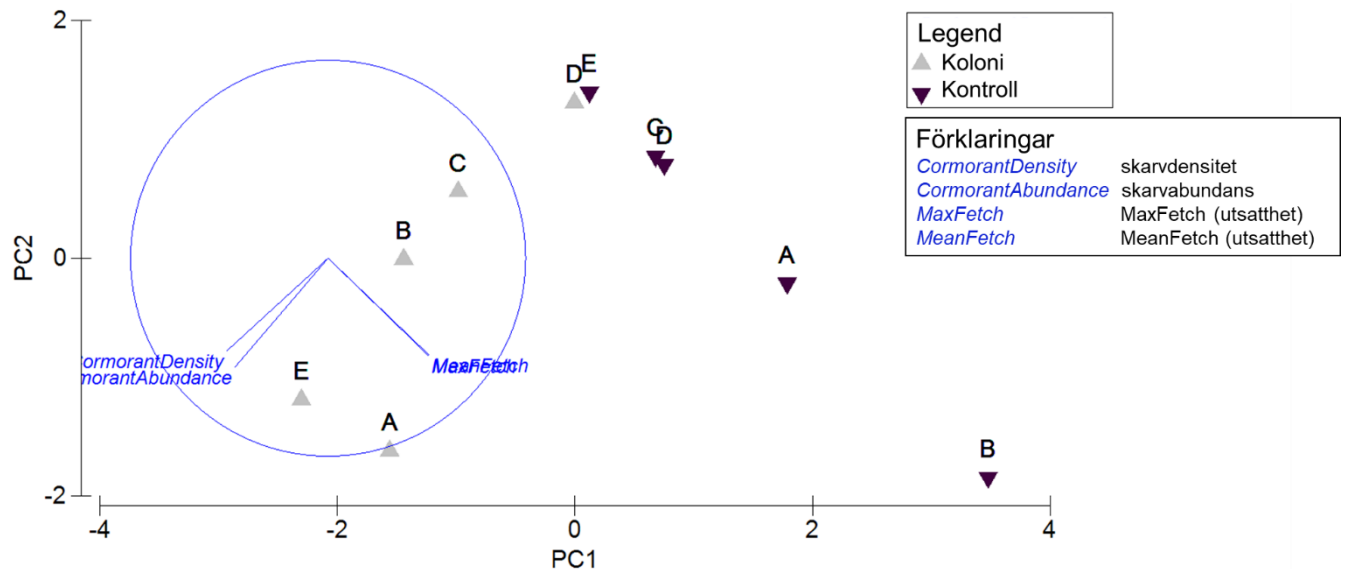
Figur 13. Skillnaderna i mängden fosfat och ammonium mellan lokaler. En signifikant skillnad förekom mellan kolonin i område B och kontrollen i område C för mängden ammonium i porvattnet, vilket även markerats med (\*\*). Observera skillnaderna i skalar.



Figur 14. PCA över miljövariablerna från infaunaundersökningen. Område A är Korpo, område B är Velkua och område C är Nystad.

### 3.3.2 Skillnader i miljövariabler för epifaunaundersökningen

För miljövariablerna som användes i epifauna-analysen var det skarvdensitet, skarvabundans, MeanFetch och MaxFetch som användes. Skarvdensiteten och -abundansen påverkade främst kolonierna. Den kolonin som påverkades minst av dessa två variabler var också den koloni med lägst antal häckande par, nämligen den i Gustavs. Kontrollerna påverkades mest av utsatthet och kontrollen i område B, d.v.s. Eurajoki/Raumo, var mest påverkad av detta (Figur 15).



Figur 15. PCA över miljövariablerna från epifaunaundersökningen. Område A är Luvia, Område B är Eurajoki/Raumo, Område C är Nystad, Område D är Gustavs och område E är Åboland.

### 3.3.3 Miljövariablernas koppling till taxonomiska skillnader hos infaunan

Enligt RELATE-analysen, fanns det ingen signifikant korrelation mellan miljövariablerna och faktorerna ( $p = 0,077$ ). Detta konstaterades också genom BIOENV-analysen där korrelationerna mellan alla kombinationer av miljövariabler var relativt låga (0,413 och mindre) (Tabell 13). Trots detta gav BIOENV-analysen ett signifikant resultat ( $p = 0,03$ ) och den bästa korrelationen utgjordes av medium grus (%). Den nästbästa kombinationen utgjordes av medium grus (%) och MeanFetch (Tabell 15).

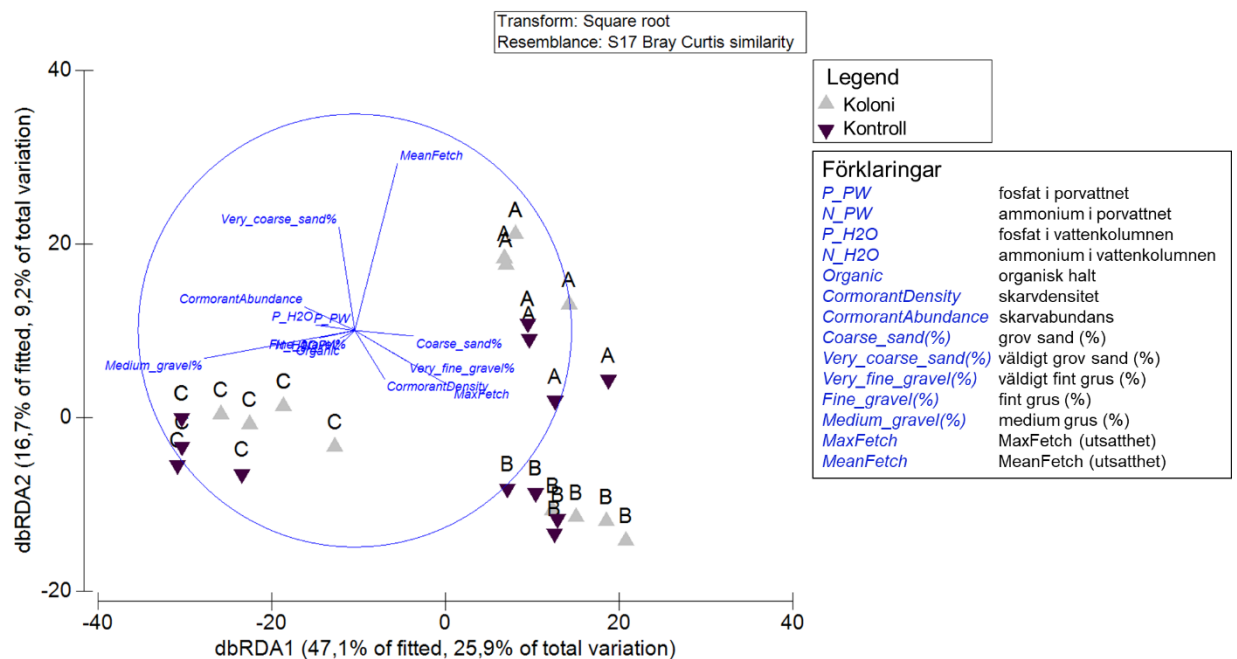
Enligt DistLM-analysen bidrog grov sand (%) (Pseudo-F = 2,3251,  $p = 0,038$ ), medium grus (%) (Pseudo-F = 7,9563,  $p = 0,0001$ ), MeanFetch (Pseudo-F = 4,1072,  $p = 0,0009$ ), MaxFetch (Pseudo-F = 4,2131,  $p = 0,0009$ ) och Skarvabundans (Pseudo-F = 2,2479,  $p = 0,0426$ ) till de taxonomiska skillnaderna mellan områden. Enligt dbRDA-grafen (Figur 16) var inga av miljövariablerna kopplade till kolonier och kontroller, utan var snarare beroende av område. Exempelvis beror skillnaderna i område C, d.v.s. Nystad, på medium grus (%), medan



skillnaderna i område B, d.v.s Velkua, kan kopplas till MaxFetch och skarvdensitet. Däremot är skillnaderna i område A, d.v.s. Korpo, definierat av MeanFetch och eventuellt grov sand (%). Att varken mängden ammonium eller fosfat var signifikanta framkom också tydligt i dbRDA-grafen, i och med deras korta axlar och att de pekade bort från alla områden (Figur 16). Den primära axeln (x-axeln) i dbRDA-grafen förklarade 47,1 % av den anpassade variationen och 25,9 % av den totala variationen. Den sekundära axeln (y-axeln) förklarade 16,7 % av den anpassade variationen och 9,2 % av den totala variationen.

Tabell 15. Resultatet från BIOENV-analysen för infaunasamhället

Antal variabler	Korrelation	Urval
1	0,413	Medium grus (%)
2	0,400	Medium grus (%), MeanFetch
3	0,378	Medium grus (%), MeanFetch, Organisk halt
2	0,378	Medium grus (%), MaxFetch
2	0,364	Medium grus (%), Organisk halt



Figur 16. En dbRDA-graf över miljövariablerna kopplade till samhällsstrukturen hos infaunan. Längden för varje linje är en representation av den relativa betydelsen för varje variabel och representerar miljövariabelns multipla partialkorrelation med RDA-axeln. Grafen är färgkodad enligt kolonier och kontroller, där kolonier är ljusgråa och kontroller är svarta. Område A Korpo, område B är Velkua och område C är Nystad.

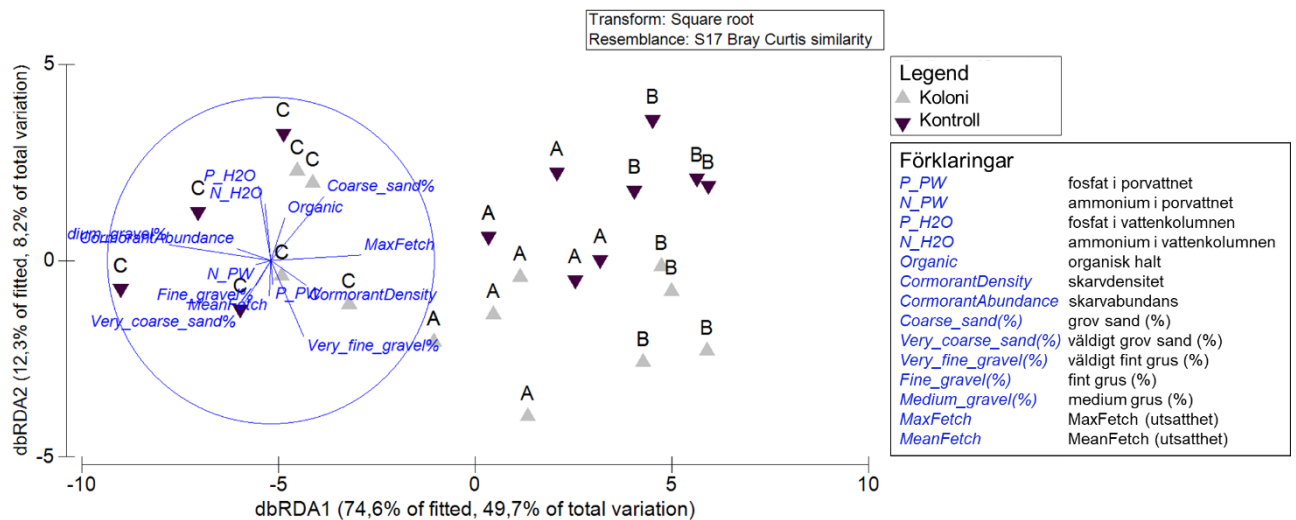
### 3.3.4 Miljövariablernas koppling till funktionella skillnader hos infaunan

Resultatet från RELATE-analysen var signifikant ( $p = 0,027$ ). Även resultatet från BIOENV-analysen var signifikant ( $p=0,01$ ) och den bästa korrelationen utgjordes av medium grus (%) och MaxFetch (Tabell 16). Alla kombinationer av miljövariabler korrelerade relativt lite med de funktionella skillnaderna i infaunasamhällena (Tabell 16).

DistLM-analysen uppvisade signifikanta resultat för MaxFetch (Pseudo-F = 7,3361,  $p = 0,0024$ ), skarvabundans (Pseudo-F = 2,8439,  $p = 0,0527$ ), grov sand (%) (Pseudo-F = 3,9007,  $p = 0,0238$ ) och medium grus (%) (Pseudo-F = 12,596,  $p = 0,0003$ ). Dessa miljövariabler hade en effekt på de funktionella skillnaderna i infaunasamhället. Hela område C grupperades och var påverkad av ammonium och fosfat i vattenkolumnen samt organisk halt (Figur 17). Område B och A däremot, är relativt lika men det förekommer en uppdelning i kolonier och kontroller, där kontroller från bägge områden karaktäriserades av grov sand (%), MaxFetch och möjligtvis också organisk halt. Kolonierna för bägge områden, däremot, påverkades av mycket fint grus (%) och skarvdensitet. Den primära RDA-axeln (x-axeln) i dbRDA-grafen förklarade 71,6 % av den anpassade variationen och 49,7 % av den totala variationen. Den sekundära axeln (y-axeln) förklarade 12,3 % av den anpassade variationen och 8,2 % av den totala variationen (Figur 17).

Tabell 16. Resultatet från BIOENV-analysen, över vilka kombinationer av miljövariabler som korrelerar bäst med de funktionella skillnaderna i infaunasamhället.

Antal variabler	Korrelation	Urval
2	0,465	Medium grus (%), MaxFetch
1	0,458	Medium grus (%)
3	0,420	Medium grus (%), MeanFetch, MaxFetch
2	0,410	Medium grus (%), MeanFetch
2	0,396	Grov sand (%), Medium grus (%)



Figur 17. En dbRDA-graf över miljövariablerna kopplade till de funktionella skillnaderna hos infaunan. Längden för varje linje är en representation av den relativa betydelsen för varje variabel och representerar miljövariabelns multipla partialkorrelation med RDA-axeln. Grafen är färgkodad enligt kolonier och kontroller, där kolonier är ljusgråa och kontroller är svarta. Område A Korpo, område B är Velkua och område C är Nystad.

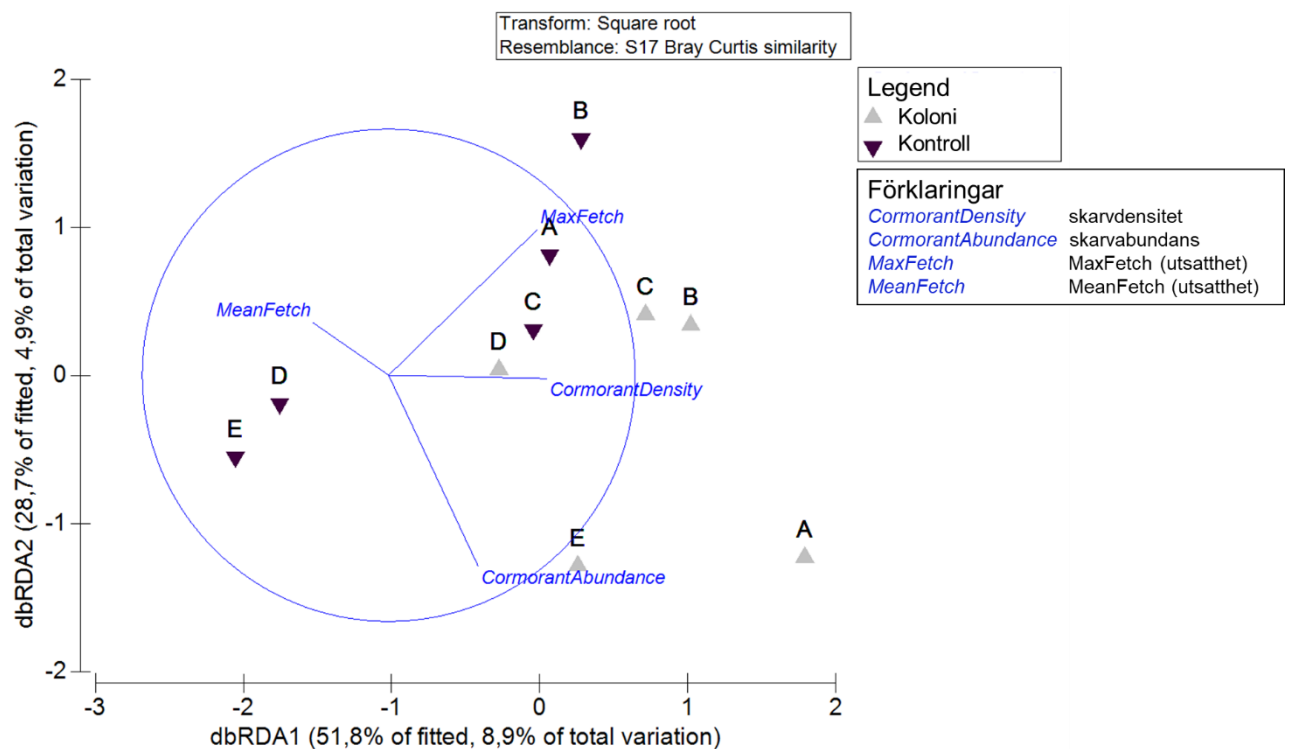
### 3.3.5 Miljövariablernas koppling till funktionella skillnader hos epifaunan

Miljövariablerna förklarade inte de funktionella skillnaderna i epifaunasamhället, i RELATE-analysen förekom inget signifikant resultat ( $p = 0,7$ ). Detta framkom även i BIOENV-analysen som, trots att resultatet var signifikant ( $p = 0,002$ ), uppvisade mycket låga korrelationer (Tabell 17). Den bästa korrelationen utgjordes av skarvabundans (Tabell 17).

DistLM-analysen gav signifikanta resultat för Skarvdensitet (Pseudo-F = 4,8671,  $p = 0,0024$ ) och skarvabundans (Pseudo-F = 5,0043,  $p = 0,0026$ ). Kolonierna för alla områden var indelade i en grupp som främst påverkas av skarvabundans och skarvdensitet, medan kontrollerna från alla områden påverkades av MaxFetch och MeanFetch (Figur 18). X-axeln i dbRDA-grafen förklarade 51,6 % av den anpassade variationen och 10,7 % av den totala variationen, medan y-axeln förklarade 28,3 % av den anpassade variationen och 5,9 % av den totala variationen (Figur 18).

Tabell 17. Resultatet från BIOENV-analysen, över vilka kombinationer av miljövariabler som korrelerar bäst med de funktionella skillnaderna i epifaunasamhället.

Antal variabler	Korrelation	Urval
1	0,192	Skarvabundans
2	0,151	Skarvdensitet, Skarvabundans
1	0,148	Skarvdensitet
3	0,030	MaxFetch, Skarvdensitet, Skarvabundans
3	0,022	MeanFetch, Skarvdensitet, Skarvabundans



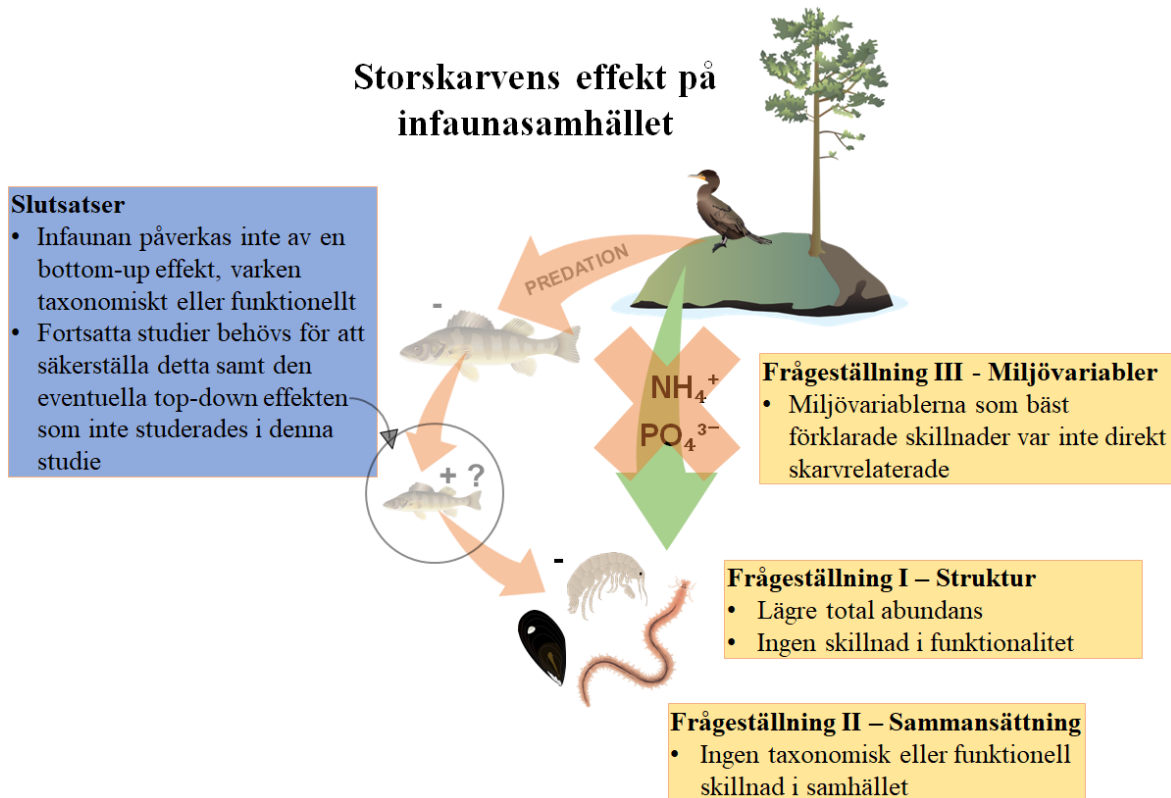
Figur 18. En dbRDA-graf över miljövariablerna kopplade till de funktionella skillnaderna hos epifaunan. Längden för varje linje är en representation av den relativa betydelsen för varje variabel och representerar miljövariabelns multipla partialkorrelation med RDA-axeln. Grafen är färgkodad enligt kolonier och kontroller, där kolonier är ljusgråa och kontroller är svarta. Område A är Luvia, Område B är Eurajoki/Raumo, Område C är Nystad, Område D är Gustavs och område E är Åboland.

## 4 Diskussion

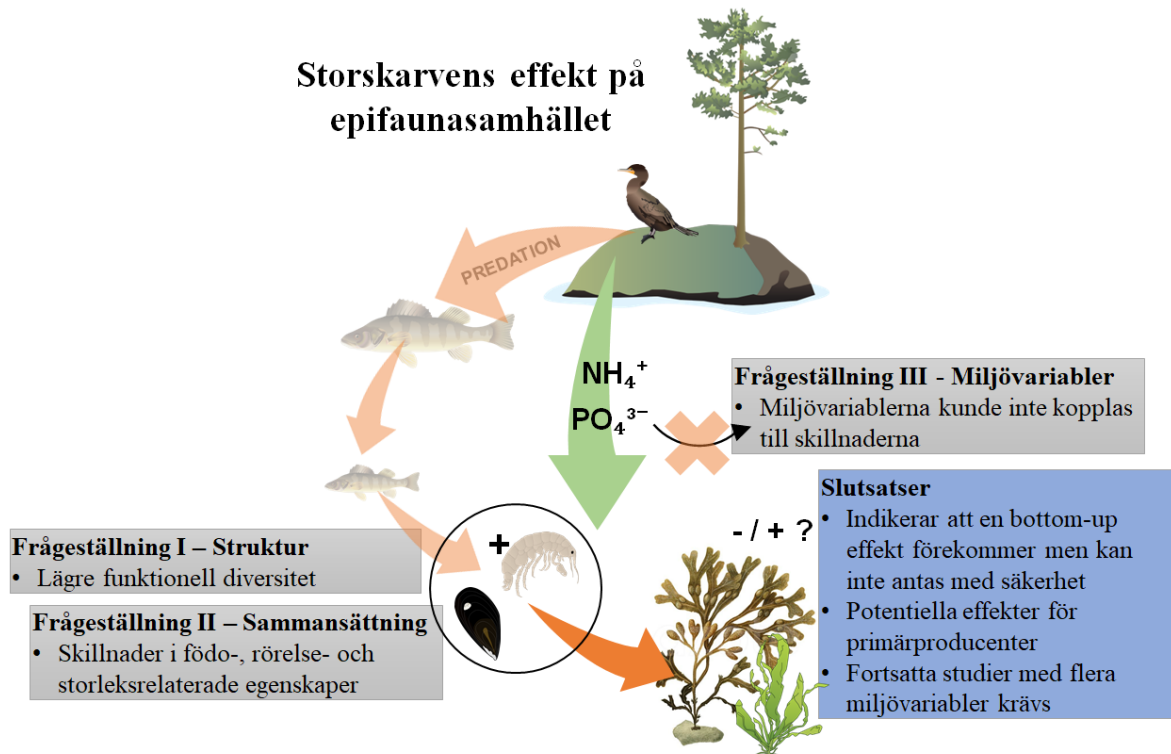
Målsättningen med den här avhandlingen var att undersöka huruvida storskarven påverkar evertibratsamhällena kring kolonierna genom en bottom-up effekt, som ett resultat av en lokal eutrofiering förorsakad av storskarvens guano (Gagnon et al. 2015). För det här ändamålet undersöktes därför infaunasamhällets diversitet och struktur för allra första gången, både funktionellt och taxonomiskt, samt epifaunasamhället funktionellt. Resultaten tyder på att en bottom-up effekt inte påverkar infaunasamhället (Figur 19), men till viss del påverkar epifaunasamhället (Figur 20).

Enligt resultaten för den taxonomiska delen för infaunan, var den totala abundansen signifikant högre vid skarvfria kontrollöar än vid kolonier. Den här skillnaden i total abundans verkade vara jämnt fördelad över hela samhället eftersom inga strukturella skillnader förekom. Däremot påträffades skillnader i samhället mellan provtagningsområden. Den funktionella sidan av infaunasamhället uppvisade inga skillnader alls mellan kolonier och kontroller, varken i fråga om diversitet eller sammansättning. Istället förekom skillnader mellan områden, precis som för den taxonomiska delen. Både de taxonomiska och funktionella skillnaderna hos infaunan kunde främst kopplas till miljövariabler, så som sedimentets kornstorlek och provtagningslokalens utsatthet (Figur 19).

Den funktionella undersökningen av epifaunasamhället påvisade en signifikant skillnad i den funktionella diversiteten mellan kolonier och kontrollöar. Detta framkom även i undersökningen av den funktionella sammansättningen, där födo-, rörelse- och storleksrelaterade skillnader i CWM förekom mellan kolonier och kontroller (Figur 20). Dessa skillnader kunde däremot inte kopplas till de uppmätta miljövariablerna.



Figur 19. I figuren sammanfattas både de taxonomiska och funktionella frågeställningarna för infaunan med svar och slutsatser. Eftersom en potentiell top-down effekt inte undersökts i den här studien är den delen gjord transparent.



Figur 20. I figuren sammanfattas funktionella frågeställningarna för epifaunan med svar och slutsatser. Eftersom en potentiell top-down effekt inte undersökts i den här studien är den delen gjord transparent.

#### 4.1 Storskarvens effekt på infaunasamhällets taxonomiska skillnader

I resultaten från här delen av undersökningen uppvisade infaunasamhället en lägre total abundans vid kolonierna än vid kontrollöarna. En av hypoteserna i denna avhandling var att den totala abundansen hos infaunan skulle vara högre vid kolonier än vid kontrollöar. Denna hypotes vilade på tidigare forskning av storskarvens effekt på epifaunasamhället (t.ex. Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2015). I dessa tidigare studier hade man dragit slutsatsen att en ökad mängd näringsämnen, härstammande från storskarvens guano i vattnet, leder till en ökad abundans hos evertebrater, i och med en bottom-up effekt (Gagnon 2016). Hypotesen stöddes ytterligare av och studier som behandlat eutrofieringens effekter på infaunasamhället överlag (Bonsdorff & Pearson 1999, Rönnerberg & Bonsdorff 2004). Däremot motbevisades den här hypotesen i denna undersökning, när det gäller infauna. Istället uppvisade infaunasamhället en lägre abundans vid kolonierna än vid kontrollöarna.

På grund av de viktiga ekosystemtjänsterna och -funktionerna som infauna utför i den marina miljön (Bonsdorff & Pearson 1999), kan en lägre abundans vid storskarvskolonier ha ekologiska implikationer (Karlsson et al. 2007). Exempelvis kan infaunasamhället sämre motverka de negativa effekterna av en potentiell lokal eutrofiering vid kolonierna (t.ex. genom konsumtion av en ökad mängd detritus) eller eutrofiering överlag. Bioturbationens effekt på miljön minskar vid en lägre abundans av infauna, vilket i sin tur kan leda till sämre transport av materia samt mineralisering av näringsämnen och organiskt material i sedimentet (Karlsson et al. 2007). Syresättningen av sedimentet kan också försämrats (Kristensen & Holmer 2001). Ytterligare har predatorerna som livnär sig på infauna en mindre mängd föda att tillgå.

I den här studien observerades inga signifikanta skillnader i diversitetsmåttens Shannons index, Pielous jämnhet eller artrikedomen mellan kolonier och kontrollöar. Enligt hypoteserna i den här avhandlingen skulle den ökade tillförseln av näringsämnen från storskarvens guano också bidra till en skillnad i dessa diversitetsmått. Detta resultat indikerar att skillnaderna i den totala abundansen inte beror på enskilda individer, utan att en skillnad i den totala abundansen förekommer jämnt i hela samhället.

Resultatet från den här analysen stöds av tidigare studier där guano från andra fiskätande sjöfåglar har undersökts och resultaten har varit liknande. Marmen et al. (2017) fann signifikanta skillnader i infaunasamhällets totala abundans mellan sjöfågelkolonier (bl.a. stormfågel, *Fulmarus glacialis* och spetsbergsgrißla, *Uria lomvia*) och kontroller i Kanada, med lägre densitet vid kolonier, men inga signifikanta skillnader för Shannons diversitetsindex, Pielous jämnhet eller artrikedomen (Marmen et al. 2017). Signa et al. (2015) observerade också ett negativt samband mellan guano och den totala abundansen hos evertebrater vid kolonier av

medelhavstrut (*Larus michahellis*) i dammar i Italien. Däremot förekom skillnader i Shannons diversitetsindex i den studien, med högre diversitet vid kontroller (Signa et al. 2015).

Andra studier har däremot observerat en signifikant ökning i abundans hos infauna, som ett resultat av näringsämnestillförsel från sjöfåglars guano (bl.a. amerikansk saxnäbb, *Rynchops niger* och olika tärnor *Sterna hirundinacea*, *S. trudeaui* samt *S. hirundo*, Palomo et al. 1999). Eutrofiering överlag har observerats leda till en ökning i både biomassa och abundans hos akvatiska evertebrater i Östersjön (Bonsdorff & Pearson 1999, Rönnerberg & Bonsdorff 2004, Kotta et al. 2007), om eutrofieringsnivån hålls relativt låg, primärproduktionen gynnas och syrefria botten inte uppstår.

Enligt de multivariata analyserna förekom emellertid inga taxonomiska skillnader i infaunasamhällenas artsammansättning mellan kolonier och kontrollöar, men nog mellan provtagningsområden. Den andra hypotesen i den här studien baserade sig på att det finns en skillnad i infaunasamhällets struktur mellan kolonier och kontrollöar, vilket resultaten från den här undersökningen motstrider. Enligt RELATE-analysen kunde inte de strukturella skillnaderna i infaunasamhället med säkerhet förklaras av de rådande miljöförhållandena. Detta resultat syntes även i de låga korrelationerna mellan miljövariabler och infaunasamhället. Däremot grupperades infaunasamhället enligt områden, vilket påverkades av de miljövariabler som med säkerhet kunde kopplas till infaunasamhället. För infaunasamhällets struktur var det främst sedimentets särdrag, tillsammans med områdets utsatthet, som bidrog till skillnaderna. Exempelvis var området Nystad mera karaktäriserat av medium grus (%), medan områdena Korpo och Velkua främst definierades av MaxFetch (exponering). Därmed kan man konstatera att majoriteten av de faktorer som bidrog till skillnader i infaunasamhället inte var skarvrelaterade. Detta är inte särskilt förvånande, eftersom PERMANOVA-analysen inte antydde att det fanns signifikanta skillnader mellan kolonier och kontroller, utan endast mellan provtagningsområden.

Resultaten från de taxonomiska analyserna av infauna kan indikera att storskarven inte påverkar infaunasamhället genom en bottom-up effekt, som tidigare förmodats (Figur 19). Detta antagande baserar sig på att en lägre total abundans av infauna uppmättes vid kolonier än vid kontrollöar. Slutsatsen, att storskarven inte påverkar infaunasamhällena kring kolonierna genom en bottom-up effekt, stärktes ytterligare eftersom skillnader inte observerades för någon av diversitetsmåten eller i samhällsstrukturer mellan kolonier och kontrollöar. Dessutom detekterades inte signifikant högre koncentrationer av näringsämnen vid kolonier, varken i analyserna av porvattnet eller proverna från vattenkolumnen, vilket hade varit den tydligaste kopplingen till en bottom-up effekt. Resultaten från analyserna av miljövariabler stärker alltså



ytterligare antagandet om att infaunasamhället vid kolonierna inte påverkas av en bottom-up effekt.

Den låga abundansen i infaunasamhället vid kolonier kan bero på åtminstone tre olika saker. En orsak skulle kunna vara resultatet av extrem eutrofiering, på grund av storskarvens näringsämnestillförsel, men då skulle antagligen en skillnad i diversiteten också ha förekommit (Villnäs 2013). Dessutom borde tydligare skillnader i näringsämnen ha upptäckts, med mycket höga koncentrationer vid kolonier, men sådana skillnader observerades inte i den här undersökningen. Istället varierade mängden ammonium exempelvis mycket beroende på provtagningsplats. En potentiell effekt av storskarvens guano kan ändå inte helt uteslutas. Studier som inkluderat bestämning av stabila isotoper (t.ex. Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2013) har rapporterat en tydlig anrikning av näringsämnen i primärproducenter och ökade interaktioner mellan primärproducenter och epifauna vid skarvkolonier, jämfört med kontrollöar. Liksom i den här studien, fann inte Gagnon et al. (2013) några signifikanta skillnader i ammoniumhalter i vattnet runt skarvkolonier. Däremot kunde en signifikant anrikning av ammonium i systemen vid kolonierna observeras, vid analys av stabila isotoper (Gagnon et al. 2013). Ytterligare har Kotta et al. (2007) observerat en ökning i biomassa hos infauna i förhållande till eutrofiering (Kotta et al. 2007). För kartläggning av ett liknande samband mellan storskarven och infaunasamhället, borde infaunans biomassa också ha analyserats i den här studien (se stycke 4.4). Man kan alltså konstatera att en effekt av storskarvens guano kan förekomma, men att effekten i så fall inte detekterats i denna studie.

En annan orsak till den låga totala abundansen av infauna vid kolonier, som påvisades i detta arbete, kan istället eventuellt förklaras av en top-down kaskad (Figur 19), där storskarvens predation på stora rovfiskar leder till en minskning i predationstrycket på mesopredatorer. Dessa mesopredatorer reglerar evertebratsamhället och då predationstrycket på mesopredatorerna minskar, kan mesopredatorernas predation på evertebrater öka avsevärt (Gagnon 2016). Däremot har denna top-down kaskad inte specifikt undersökts i den här avhandlingen, så detta påstående skall snarare ses som en hypotes som bör evalueras i fortsatta studier. Det är också viktigt att beakta att top-down kaskader kan vara ytterst svåra att tydligt urskilja (Gagnon 2016), framförallt lokalt, som i detta fall, eftersom storskarven fiskar på ett mycket stort område (upp till 40km från kolonin, Östman et al. 2012).

En tredje orsak till resultaten i den här delen av avhandlingen kan eventuellt utgöras av problematik med valet av provtagningslokaler eller provtagningsmetodik (se stycke 4.4). Skillnaderna i den totala abundansen kunde inte förklaras av skillnader i miljövariabler eftersom alla de uppmätta miljövariablerna tydligt var kopplade till provtagningsområden istället för

kolonier eller kontrollöar. Alla provtagningsområden påverkades också främst av områdets exponering, vilket kan ha implikationer för hur tydligt infaunasamhällena påverkades. Kotta et al. (2007) fann nämligen i sin studie att bentiska evertebrater påverkas mindre av höga nivåer näringsämnen i mycket exponerade områden med hög vågaktivitet.

Man kan alltså konstatera att hypoteserna för den första frågeställningen (I) i denna avhandling måste omkullkastas då en lägre abundans i infaunasamhället observerades vid kolonier än vid kontrollöar och eftersom det inte fanns någon skillnad i de övriga måtten mellan kolonier och kontroller. Hypotesen för den andra frågeställningen (II) om att endast några få arter skulle dominera i infaunasamhället vid kolonier, visade sig också vara inkorrekt, i och med att ingen variation observerades i infaunasamhället mellan kolonier och kontrollöar (Tabell 18). Ytterligare kunde skarvrelaterade miljövariabler (III) inte kopplas till infaunasamhällena vid kolonier och kontrollöar, utan den taxonomiska delen av samhällena definierades snarare av områdets utsatthet och sedimentpartikelstorlek.

Trots att denna del av pro gradu-avhandlingen inte ger ett entydigt svar på storskarvens inverkan på infaunas taxonomiska diversitet och struktur, bidrar den ändå med en fingervisning åt att potentiella effekter kan förekomma. Utifrån resultaten kan man inte konstatera att storskarven bidrar till taxonomiska skillnader i infaunasamhället genom en bottom-up effekt. Däremot kan påverkan av en bottom-up effekt inte helt uteslutas, då tidigare studier baserade på analys av stabila isotoper har rapporterat tydliga kopplingar mellan storskarvsguano och en bottom-up effekt (Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2013). För att undvika att storskarvens effekt på infaunasamhället underskattas, krävs därför fortsatta studier. Om det däremot är så att storskarven verkligen inte påverkar infaunasamhället alls genom en bottom-up effekt, kan detta resultat användas för att stöda beslutsfattare och skyddsåtgärder när det kommer till storskarvens framtid i Finland. Den lägre totala abundansen i infaunasamhället vid skarvkolonier indikerar att en top-down effekt eller en extrem eutrofiering kan förekomma, som inte uppfattades i de konventionellt uppmätta miljövariablerna. Det krävs alltså fortsatta studier med fokus på storskarvens top-down effekt på infaunasamhället, för att detta påstående ska kunna understödats med säkerhet.

## **4.2 Storskarvens effekt på infaunasamhällets funktion**

För den funktionella diversiteten i infaunasamhällena noterades ingen signifikant skillnad i någon av de funktionella måtten mellan kolonier och kontrollöar, varken för den funktionella diversiteten, divergensen, dispersionen eller jämnheten. Att resultatet för den funktionella

divergensen också var icke-signifikant, innebär att inte ens arter med höga abundanser varierar mycket från resten av samhället, egenskapsmässigt. Den funktionella sammansättningen för infaunasamhället varierade mellan provtagningsområden, men inte mellan kolonier och kontrollöar. Inga skillnader i födo-, storleks- eller rörelserelaterade egenskaper detekterades mellan kolonier och kontroller, som antagits i hypoteserna.

Det faktum att det inte förekom någon skillnad i diversitet, jämnhet eller rikedom för den taxonomiska delen av undersökningen, skulle eventuellt kunna förklara varför ingen skillnad i de funktionella diversitetsmåten detekterades mellan kolonier och kontrollöar. Detta har observerats i andra studier (t.ex. Mouchet et al. 2010, Zhong et al. 2020). Istället verkar hela samhället påverkas, både funktionellt och taxonomiskt, av de uppmätta skillnaderna i total abundans. Den funktionella diversiteten följer nämligen ofta den taxonomiska rikedom, och därför blir egenskaperna mera lika med lägre taxonomisk diversitet (Mouchet et al. 2010, Törnroos 2014). Detta kan än en gång kopplas till att infaunasamhället troligtvis inte påverkas av en bottom-up effekt, utan endast påverkas av skillnader i antalet individer, jämnt fördelat bland alla arter och egenskaper.

En annan förklaring till resultaten kan vara att de rådande miljöförhållandena påverkade infaunasamhällets funktionella struktur enligt områden. Däremot var få av de miljövariabler som kunde korreleras till infaunasamhällets funktion relaterade till storskarvens närvaro. Istället verkade infaunasamhällets funktion vara kopplat till sedimentets partikelstorlek (främst medium grus (%) och grov sand (%) och områdets utsatthet (MaxFetch och MeanFetch)). Därmed kan man konstatera att eventuella skillnader i infaunasamhällets funktion inte beror på vare sig näringsämnestillförsel, skarvabundans eller skarvdensitet. Eftersom infauna delvis också är begränsade av sedimentets särdrag (Blomqvist & Bonsdorff 1986, Bonsdorff & Pearson 1999) och infaunasamhällets funktion kan variera med kornstorlek (Veber et al. 2009, Törnroos 2014), är det logiskt att de miljövariabler som främst bidrar till funktionella skillnader i infaunasamhällena är relaterade till sedimentets kornstorlek. Exempelvis har grövre sediment uppvisat positiva kopplingar till både abundans och diversitet hos evertetrater och skulle kunna gynna herbivorer och suspensionsätare (Veber et al. 2009). Sedimentets kornstorlek påverkade provtagningsområde A och B mest och kan därmed förklara grupperingen mellan områden.

Område C, d.v.s. Nystad, var det provtagningsområdet som mest avvek från resten av områdena, både gällande miljövariabler och infaunasamhällets funktionella struktur. Enligt DistLM-analysen var infaunasamhällets funktion i område C mera länkat till fosfat och ammonium i vattenkolumnen samt organisk halt, än de andra provtagningsområdena. Detta resultat kan eventuellt kopplats till en bottom-up effekt från den stora och gamla skarvkolonin

på 1670 par i provtagningsområde C. Att även kontrollen i området också påverkades av dessa miljövariabler kan förklaras av att kontrollen inte var tillräckligt långt ifrån kolonin (se stycke 4.4) och att storskarvens bottom-up effekt kan vara mera storskalig i närheten av en stor och gammal koloni. Därmed kan en bottom-up effekt på infaunans funktion ha observerats i hela område C, men denna slutsats är svår att säkerställa, speciellt eftersom så många olika miljövariabler bidrar till skillnaderna mellan områden. Istället kan skillnaderna helt enkelt förklaras av den ovannämnda inverkan av sedimentets kornstorlek. En annan aspekt som kan bidra till den stora funktionella variationen mellan områden och att område C, d.v.s. Nystad, avvek från de andra områdena, är två invasiva arter som förekom i det området. *Heterotaias oerstedii* och *Laonome* spp. är två i Finland invasiva arter som förekom i relativt stora mängder i Nystad. Dessa arters närvaro kan också bidra till skillnaderna i infaunasamhällets funktion.

Det faktumet, att inga funktionella skillnader i infaunasamhällets struktur noterades kan ses som aningen motsägelsefullt mot den tidigare spekulationen från den taxonomiska delen av undersökningen, att infaunasamhället eventuellt påverkas av en top-down effekt. Man kunde nämligen hypotisera att främst *rörliga* infaunapredatorer skulle uppleva ett ökat predationstryck från bentiska arter och därmed minska genom en top-down effekt (Ambrose 1984). Istället skulle exempelvis flera *tubbyggare* förekomma, om en top-down effekt verkligen existerade (Ambrose 1984). Eftersom inga funktionella skillnader observerades i infaunasamhället, kan alltså infaunasamhället trots allt inte påverkas av en top-down effekt. Dock kan detta resultat också bero på vilka fiskarter storskarven livnär sig på, vilket är svårt att säga i och med att storskarvens födoval är mycket diffust, omfattar 10–59 olika bytesarter (Engström 2001, Salmi et al. 2015) och kan bl.a. variera enligt fisktillgången och miljöförändringar (Lehikoinen et al. 2011). Det här osäkra resultatet stöder ytterligare behovet av fortsatta undersökningar som fokuserar på storskarvens inverkan på infaunasamhället genom en top-down effekt.

Trots resultatet från den här delen av avhandlingen, kan inte storskarvens effekt på infaunasamhällets funktion helt uteslutas. En bottom-up effekt kan fortfarande förekomma, som inte detekterades i denna studie. Detta kan bero på att Skärgårdshavet överlag är ett mycket eutrofierat och känsligt system (Bonsdorff & Pearson 1999) eller på problematik med val av provtagningslokaler (se stycke 4.4). Således kan man konstatera att flera studier behövs, för att säkerställa huruvida storskarven påverkar infaunasamhällets funktion via en bottom-up effekt.

Resultatet från den funktionella delen av infaunasamhället tyder alltså på att storskarven inte påverkar infaunasamhället funktionellt, i likhet med resultaten från den taxonomiska analysen. Däremot kvarstår samma slutsatser som för den taxonomiska delen: en potentiell bottom-up effekt på infaunasamhällets funktion kan fortfarande förekomma och ska inte

underskattas. Om infaunasamhället verkligen inte påverkas av en bottom-up effekt, innebär resultaten av denna studie att infaunasamhällets funktion också bibehålls vid skarvkolonier. Ifall infaunasamhället verkligen skulle påverkas av en top-down effekt taxonomiskt, skulle detta resultat också innebära att trots att en lägre total abundans förekommer, upprätthålls ändå samhällets funktion.

### 4.3 Storskarvens effekt på epifaunasamhällets funktion

För epifaunan observerades en signifikant högre funktionell diversitet vid kontrollöar än vid kolonier. Detta resultat bekräftar alltså den första frågeställningen i den här studien. En låg funktionell diversitet indikerar att en del potentiella resurser i systemet förblir oanvända (Petchey & Gaston 2002). En lägre funktionell diversitet betyder också att samhället är mera känsligt för fluktuationer och/eller störningar i miljön (Tilman 1996). Andra studier har observerat liknande resultat: Signa et al. (2015) observerade en lägre funktionell diversitet vid kolonier av medelhavstrut (*L. michahellis*) för infauna, medan Zhong et al. (2020) detekterade en lägre funktionell diversitet hos evertebrater vid eutrofierade områden överlag.

I den här studien observerades däremot inga skillnader i de andra funktionella diversitetsmått funktionell jämnhet, funktionell dispersion eller funktionell divergens. Låga värden för den funktionella jämnheten hade inneburit att en del resurser i omgivningen inte utnyttjas eller överutnyttjas (Zhong et al. 2020) och måttet kan användas för att mäta samhällets stabilitet, produktivitet och motståndskraft mot förändringar i miljön (Mason et al. 2005). Höga värden för den funktionella divergensen och dispersionen hade inneburit att resurskonkurrensen är låg och att samhället utnyttjar resurserna effektivt (Mason et al. 2005). Att inga signifikanta skillnader uppmättes i den funktionella jämnheten, dispersionen eller divergensen innebär alltså att samhällets stabilitet och motståndskraft är relativt lika både vid kolonier och kontroller, trots den uppmätta lägre funktionella diversiteten vid kolonier, samt att samhället utnyttjar resurserna lika effektivt både vid kolonier och kontroller (Zhong et al. 2020). Därmed kan man konstatera att dessa resultat indikerar att trots att en minskning i funktionell diversitet förekommer vid kolonier, är ändå epifaunasamhällets funktion bevarad.

Det här resultatet kan ytterligare understödja den taxonomiska undersökningen av epifaunasamhället, där en ökning i arter som *Hydrobia* spp., *Idotea* spp. och *Gammarus* sp. förekom vid kolonier (Bilaga 1). Skillnader i funktionell diversitet kan vara kopplade till skillnader i taxonomisk diversitet (Mouchet et al. 2010), men det finns också bevis för att den funktionella diversiteten kan vara mycket beroende av skillnader i förekomst av arter (Zhong

et al. 2020). Detta understöder även resultatet från undersökningen av Gagnon et al. (2015), som konkluderade att storskarven snarare har en inverkan på enskilda arter, än hela epifaunasamhället. Därför kan man anta att det skulle förekomma en ökning i de egenskaper som dessa arter uttrycker, vilket skulle ha lett till denna förändring i den funktionella rikedom vid kolonierna.

När det gäller den funktionella sammansättningen i epifaunasamhället förekom signifikanta skillnader mellan kolonier och kontroller, precis som förutsatt i hypoteserna i den här avhandlingen. Främst förekom skillnader i rörelse-, födo- och storleksrelaterade egenskaper, vilket också förväntades i hypoteserna för den här avhandlingen. De egenskaper som uppvisade skillnader var födo-position, födovana, födofångstmetod, levnadsvana, mobilitet, rörelsetyp och position i miljön. Därmed kan man konstatera att den andra hypotesen i denna avhandling, för storskarvens effekt på epifaunans funktionella struktur, också är bekräftad.

Detta stöder det ovanstående påståendet om att enskilda epifaunaarter påverkas av storskarven. De modaliteter som främst bidrog till skillnaderna mellan kolonier och kontroller kunde nämligen också kopplas till de arter som uppvisade skillnader mellan kolonier och kontroller i den taxonomiska delen av undersökningen (Bilaga 1). Exempelvis var CWM för modaliteter som beskriver *Gammarus* sp. och *Idotea* spp. högre vid kolonier: storlek – 1-3 cm, födovana – *selektiv*, födoanskaffningsmetod – *käke*, rörlighet – *mobil* och födovana – *herbivor bitare*. Ytterligare var CWM för modaliteterna rörlighet – *mobil* och födoanskaffningsmetod – *radula* signifikant högre vid kolonier och kan också kopplas till *Hydrobia* spp. Modaliteten födovana – *asätare* kan också kopplas ihop med *Gammarus* sp. Alla dessa modaliteter uppvisade ett högre CWM vid kolonier. CWM för modaliteterna födoanskaffningsmetod – *sifon* och *radula*, födoposition – *suspensionsätare*, rörlighet – *semimobil* och position i miljön – *infauna grund* var däremot högre vid kontroller.

Det här resultatet understöds delvis av tidigare studier, där negativa korrelationer mellan *suspensionsätare* samt *filtrerare* och måsfågelskolonier (*L. Michahellis*, Signa et al. 2015, *L. Argentatus* och *L. marinus*, Merthratte 2004) har observerats, medan *detrivorer* har uppvisat en positiv korrelation (Signa et al. 2015). En annan studie, där lokal eutrofiering från en fiskodling i Östersjön undersöktes, demonstrerade däremot en ökad mängd *filtrerare* och *suspensionsätare* vid eutrofierade områden (Korpinen et al. 2010), vilket motsäger resultatet från den här studier. Effekten av eutrofiering överlag har också observerats variera, beroende på andra miljöförhållanden (Veber et al. 2009). *Detritusätare* har observerats gynnas mest av måttlig

eutrofiering, medan *herbivorer* har gynnats också av höga nivåer av näringsämnen (Veber et al. 2009).

En ökning i dessa egenskaper antyder att epifaunasamhället påverkas även funktionellt (se Bilaga 1, Gagnon et al. 2015) av en bottom-up kaskad, som ett resultat av storskarvens guano (Figur 20, Tabell 18C). En ökning i födorelaterade egenskaper skulle också kunna indikera en ökning i konsumtionen av akvatiska makrofyter. Att födovana – *herbivor bitare* samt födoanskaffningsmetod – *käke* är två modaliteter som här förekommer i större grad vid kolonier, skulle kunna innebära en ökad mängd betning av *Fucus* (Korpinen & Jormailainen 2008). Detta stöds ytterligare av tidigare undersökningar som behandlat storskarvens effekt på epifaunasamhället, där stabila isotoper inkluderats (Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2013). Därmed kan man alltså konstatera att den viktiga, habitatbildande blåstången troligtvis inte påverkas positivt av denna bottom-up effekt, i och med att *Fucus*-plantor både kan uppleva en ökad betning från epifauna och dessutom skuggas av snabbväxande arter som *Ulva* spp. och *C. glomerata* (Gagnon et al. 2013, Gagnon et al. 2015). Istället är det troligt att dessa snabbväxande opportunistiska arter gynnas av en eventuell bottom-up effekt förorsakad av storskarvens guano (Kolb et al. 2010, Gagnon 2016).

Resultaten från analyserna på de funktionella skillnaderna i epifaunasamhället tydde på att man inte kunde koppla miljövariablerna till samhällets funktion, både i och med ett icke-signifikant RELATE-resultat och de ytterst låga korrelationerna mellan alla kombinationer av miljövariabler och samhället. Man kan konstatera att ifall flera miljövariabler hade uppmätts och analyserats, kunde de funktionella skillnaderna i epifaunasamhället eventuellt med större säkerhet kopplas till miljövariablerna. Detta är speciellt viktigt eftersom samhällets funktion kan variera enligt olika kombinationer av miljövariabler (Veber et al. 2009, Zhong et al. 2020). På grund av detta kan man inte med stor säkerhet anta att storskarven påverkar epifaunasamhällena genom en bottom-up kaskad. Dock undersöktes storskarvens bottom-up effekt på primärproducenterna samtidigt som epifaunadata samlades in (Gagnon et al. 2015), och i de analyserna framkom det tydligt att en ökad primärproduktion vid kolonier, alltså fanns det en koppling mellan guano och effekterna på miljön (Gagnon et al. 2015). Andra studier (t.ex. Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2013) har kommit fram till det samma genom analys av stabila isotoper i primärproducenter och evertetrater kring skarvkolonier.

Sammanfattningsvis kan alltså epifaunasamhällets funktion påverkas av en bottom-up effekt, genom storskarvens guano. Detta gav sig uttryck både i skillnader i den funktionella diversiteten och skillnader i födo-, rörelse- och storleksrelaterade egenskaper. Storskarvens effekt på epifaunasamhällets funktion är något som aldrig tidigare undersökts och därmed kan

resultaten i den här delen av undersökningen bidra till en bredare förståelse för storskarvens effekt på evertebratsamhällena i Östersjön. Skillanderna i epifaunasamhällets funktion kan även ha implikationer för resten av födoväven kring kolonierna och kan exempelvis ha negativa effekter på den habitatbildande och viktiga blåstången. Däremot kunde inte miljövariablerna kopplas till resultaten och därför behövs fortsatta studier med flera miljövariabler, för att säkerställa storskarvens effekt på epifaunasamhällets funktion.

#### **4.4 Metodikkritik och förbättringsförslag för fortsatta studier**

Den här studien var den första som undersökt huruvida storskarven kan bidra till funktionella och taxonomiska skillnader i infaunasamhället, samt funktionella skillnader i epifaunasamhället. Trots detta hade en del aspekter i utförandet av den här pro gradu-avhandlingen krävt förbättring. Dessa är relaterade till provtagningsteknik och val av undersökningsområden, samt statistiska analyser.

Ursprungligen var planen att man skulle jämföra de funktionella skillnaderna även mellan epifauna- och infaunasamhällena. För att möjliggöra detta skulle samma kolonier besökas under provtagningen 2019 som besöktes under projektet 2012. Ytterligare skulle prover tas endast från stora och gamla kolonier i undersökningen 2019, eftersom storskarvens effekt på den omgivande miljön ökar med storleken och åldern hos kolonin samt skarvdensiteten (Klimaszyk & Rzymiski 2016). Tyvärr kunde denna plan inte genomföras, p.g.a. överraskande tekniska problem med båt och trailer, vilket ledde till att de planerade öarna inte kunde besökas. Istället besöktes färre, mindre och yngre kolonier än planerat. På grund av detta kan storskarvens effekt på infaunasamhället ha underskattats.

Relativt låga halter näringsämnen uppmättes både i vattenkolumnen och porvattnet i alla områden. Detta kan förklaras av ett flertal olika faktorer. Exempelvis kan mängden näringsämnen vara beroende av sedimentets kornstorlek (Villnäs 2013), eller att hela Skärgårdshavet, där undersökningen utfördes, är ett relativt exponerat, öppet och eutrofierat område (Bonsdorff & Pearson 1999). Därmed kan det vara svårt att notera skillnader i näringsämnen. Ytterligare kan den icke-signifikanta skillnaden i mängden näringsämnen mellan kolonier och kontroller bero på bristfällig provtagningsmetodik. Vattenproverna från vattenkolumnen kunde exempelvis ha tagits mera noggrant genom att använda en limnoshämtare, istället för att ta prover direkt ur vattenkolumnen med plastprovrör. Att högre nivåer av näringsämnen inte förekom vid kolonier som förväntat kan också bero på att två av de tre kolonierna som undersöktes var betydligt mindre än de kolonier som tidigare undersökts



(t.ex. Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2015). Kolonin i Korpo hade t.ex. endast 30 häckande par och kolonin i Velkua hade 88 häckande par år 2019. Enligt den originella forskningsplanen skulle alla provtagningskolonier ha 1000–2000 häckande par. Trots detta uppmättes signifikant högre ammoniumnivåer vid en del kontroller än vid kolonier och ammoniumnivåerna var mycket beroende av provtagningslokal. Detta kan bero på näringsämnestillförsel från andra sjöfåglar som rör sig i vid kontrollöarna. Ytterligare var inte alla kontrollöar över 5–10 km ifrån kolonin (t.ex. var avståndet mellan kolonin och kontrollön cirka 3,6 km i område C, Nystad). Detta kan påverka resultaten eftersom näringsämnena från kolonin har observerats påverka områden upp till 5 km ifrån kolonin (Klimaszyk & Rzymiski 2016). För att försäkra sig om att resultaten är tillförlitliga, borde kontrollöar väljas längre ifrån kolonin.

Ytterligare borde flera miljövariabler ha inkluderats i undersökningen av epifaunadata. Då hade eventuellt en bättre koppling mellan de funktionella skillnaderna i epifaunasamhället och miljövariablerna kunnat observeras.

För att få en mera fullständig bild av storskarvens effekt på infaunan, borde även infaunans biomassa ha inkluderats. Tyvärr var detta inte möjligt i den här avhandlingen eftersom de sista analyserna förblev ogjorda i och med nedstängningen av Åbo Akademis campus som en följd av covid-19 pandemin våren 2020. Dessutom borde noggrannare analyser av sedimentets partikelstorlek ha utförts med hjälp av en sedigraf, men även dessa analyser blev ogenomförda i och med pandemin.

Gällande valen av statistiska analyser, anses generaliserade blandmodeller vara modeller med hög statistisk styrka och flexibilitet. Samtidigt anses GLMM vara svåra att förstå och utföra till och med bland matematiker och statistiker. För att ha en full förståelse för dessa analyser, måste man ha en ypperlig förståelse för matematiken bakom dem. Detta kan förorsaka problem för just ekologer (Bolker et al. 2009). Exempelvis har 58% av de GLMMs som utförts i ekologiska artiklar mellan åren 2005 och 2009 konstaterats vara felaktigt utförda (Bolker et al. 2009). Däremot var användningen av GLMMs nödvändig i denna avhandling, i och med att de möjliggör testning av flera variabler samt slumpmässiga variabler.

Sammanfattningsvis bidrog flera olika faktorer till att genomförandet av den här avhandlingen inte till alla delar var optimal, vilket ytterligare stärker de tidigare påståendena om att fortsatta studier behövs för att säkerställa storskarvens inverkan på evertibratsamhällena.

Trots att den här pro gradu-avhandlingen inte direkt tyder på en koppling mellan storskarvens inverkan på infaunasamhället via en bottom-up effekt, varken taxonomiskt eller funktionellt, kan denna möjlighet inte uteslutas helt. Därför behövs fortsatta studier, där större, flera och

äldre skarvkolonier inkluderas, för att säkrare resultat ska kunna uppnås. Ytterligare skulle både analyser av biomassa och stabila isotoper kunna inkluderas för en mera enhetlig bild. Alternativt kunde också infaunasamhället undersökas enligt samma gradient som användes i Gagnon et al. (2015), där både mindre och större kolonier inkluderas, för undersökning av skillnader i effekterna av storskarven på infaunan. Ytterligare borde den potentiella top-down effekten på infaunan undersökas ytterligare. För detta ändamål kunde flera trofiska nivåer inkluderas i analyserna.

En potentiell bottom-up effekt detekterades i analyserna av funktionella skillnader i epifauna. Däremot kunde denna slutsats inte göras med säkerhet då inkluderandet av flera miljövariabler var nödvändiga. Ytterligare skulle det vara givande att jämföra epifaunasamhällets och infaunasamhällets funktionella likheter, som ett resultat av storskarvens närvaro. Därför skulle både infauna- och epifaunaprover kunna tas samtidigt vid samma kolonier och kontroller. Dessa fortsatta studier skulle ytterligare bidra till en mera enhetlig bild av storskarvens inverkan på Östersjöns ekosystem, en fråga som är högaktuell och som behöver få ett konkret svar.

#### **4.5 Slutsatser**

Evertebratsamhällen och deras processer drivs av komplicerade och samspelande interaktioner mellan både biotiska och abiotiska faktorer som varierar både spatialt och temporärt (Blomqvist & Bonsdorff 1986, Bonsdorff & Pearsson 1999, Kotta et al. 2007, Villnäs 2013). I denna studie undersöktes effekten av storskarvens guano på infaunasamhället taxonomiskt och funktionellt samt epifaunasamhället funktionellt (Tabell 18, Figur 19 & 20) – något som till vår kännedom inte studerats tidigare. Baserat på resultaten från den här studien kan följande slutsatser dras:

1. Infaunasamhället verkar inte påverkas taxonomiskt av storskarvens guano via en bottom-up effekt (Tabell 18A). Detta stöds av att inga taxonomiska skillnader förekom och att inga miljömässiga skillnader kunde kopplas till kolonier och kontroller. Istället kunde den iakttaga lägre totala abundansen vid kolonier möjligen vara resultatet av en top-down effekt, vilket stöds av en del studier (Signa et al. 2015, Marmen et al. 2017), men motstrids av andra (Kolb et al. 2010, Gagnon et al. 2015). Dessutom är top-down effekten mycket diffus (Gagnon et al. 2015) och fortsatta studier krävs för att säkerställa denna effekt.
2. Ingen skillnad i infaunans funktion förekom mellan kolonier och kontroller, varken enligt de funktionella diversitetsindexen eller enligt de multivariata analyserna. Istället noterades skillnader mellan områden, vilka också kunde kopplas till miljövariablerna (Tabell 18B).

Detta resultat kan däremot motstrida den ovannämnda hypotesen om att storskarven eventuellt påverkar infaunan via en top-down effekt i stället. Detta beror på att om infaunan verkligen påverkas av en top-down effekt, kan man förutsätta att en skillnad i rörelse-relaterade egenskaper skulle ha observerats.

3. Funktionella skillnader observerades i epifaunasamhället, med lägre funktionell diversitet vid kolonier än vid kontroller. Detta gav sig uttryck i att mera födo-, storleks- och rörelserelaterade modaliteter förekom vid kolonier, vilket eventuellt kan kopplas till att storskarven påverkar epifaunasamhället genom en bottom-up effekt (Tabell 18C, Figur 20). I och med analysen av de funktionella skillnaderna i epifaunasamhällets struktur, kunde tidigare slutsatser (Gagnon et al. 2015) bekräftas: storskarvens effekt kan framförallt observeras för enskilda arter. Dock kunde en bottom-up effekt inte med säkerhet bekräftas i och med att inga miljövariabler kunde kopplas till de funktionella skillnaderna i samhällena. För att möjliggöra detta, skulle mera fullständiga provtagningar av miljövariabler krävas.
4. Denna studie bidrar till en bättre förståelse av storskarvens effekt på evertibratsamhället i Skärgårdshavets ekosystem och Östersjöns ekosystem överlag. Resultaten ger även en indikation på vilka aspekter och mekanismer av storskarvens effekt som kräver fortsatta undersökningar.

Tabell 18. Sammanfattning av resultaten för denna studie. Hypoteser i grönt berör taxonomiska skillnader, medan hypoteser i grått berör de funktionella skillnaderna. Ett (✓) indikerar att en skillnad förekommer. Observera att resultaten för infauna och epifauna inte direkt kan jämföras, i och med att olika provtagningsplatser besöktes.

Hypoteser			Taxonomiskt	Funktionellt	
			(A) Infauna	(B) Infauna	(C) Epifauna
(I) Skillnader förekommer i den taxonomiska eller funktionella strukturen mellan kolonier och kontroller			✓		✓
HYPOTES	TAXONOMISKT	Högre total abundans vid kolonier			
		Lägre Shannons index vid kolonier			
		Lägre Pielous index vid kolonier			
		Lägre artrikedom vid kolonier			
	FUNKTIONELLT	Lägre funktionell diversitet vid kolonier			✓
		Lägre funktionell jämnhet vid kolonier			
		Högre funktionell divergens vid kolonier			
		Högre funktionell dispersion vid kolonier			
(II) Skillnader i sammansättningen förekommer mellan kolonier och kontroller					✓
HYPOTES	TAXONOMISKT	Högre abundans av opportunistiska arter vid kolonier			
		Högre abundans av mobila arter vid kolonier			
		Högre abundans av detritusätande arter			
	FUNKTIONELLT	Skillnader i födorelaterade egenskaper			✓
		Skillnader i rörelserelaterade egenskaper			✓
		Skillnader i storleksrelaterade egenskaper			✓
(III) Evertebratsamhället påverkas av de rådande miljöförhållandena			✓	✓	
HYPOTES	TAXONOMISKT & FUNKTIONELLT	Skarvabundansen bidrar	✓	✓	✓
		Mängden näringsämnen bidrar			
		Organisk halt bidrar			
		Sedimentets partikelstorlek bidrar	✓	✓	

### **Tillkännagivanden**

Först och främst vill jag tacka mina handledare Anna Törnroos-Remes och Karine Gagnon som alltid tagit sig tiden att stötta mig och diskutera, oavsett hur många andra bollar de haft i luften. Jag vill tacka miljö- och marinbiologins fältbas i Korpoström för lån av båt, utrustning och utrymmen under provtagningen. Ett stort tack ska också gå till Peter Österholm på geologen för hjälp med analys av kornstorlek. Ytterligare vill jag tacka Pekka Rusanen på Finlands Miljöcentral för tillgången till data från karteringar av stoskarvsöar. Tack också till Egentliga Finlands NTM-central, för tillstånd att utföra studien. Finansiellt stöd erhöles från Societas pro Fauna et Flora Fennica, Sophie von Julins stiftelse och Stiftelsen för Åbo Akademi. Bilder för illustrationer användes med tillstånd av the Integration and Application Network ([ian.umces.edu/symbols](http://ian.umces.edu/symbols)).

Slutligen vill jag tacka Lasse för det fantastiska stödet och tack till min familj som alltid orkat lyssna, oavsett hur mycket skarv det blivit. Sist men inte minst vill jag tacka MM-15 som lärt mig att man inte alltid måste om man inte vill och gett mig den bästa möjliga studietiden.

## Referenser

- Ambrose Jr, W. G. 1984. Role of predatory infauna in structuring marine soft-bottom communities. *Marine Ecology Progress Series*, pp. 109-115.
- Anderson M.J., Gorley R.N. & Clarke K.R. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E: Plymouth, UK.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), pp. 1-48. <[doi:10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01)>.
- Beike, M. 2014. Phalacrocorax carbo sinensis in Europe - Indigenous or introduced?, *Ornis Fennica*, vol. 91, pp. 48-56.
- Blomqvist, E. M., & Bonsdorff, E. 1986. Spatial and temporal variations of benthic macrofauna in a sandbottom area on Åland, northern Baltic Sea. *Ophelia, Suppl*, 4, pp. 27-36.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), pp. 127-135.
- Bonsdorff, E., & Pearson, T. H. 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: A functional-group approach. *Australian Journal of Ecology*, 24(4), pp. 312-326.
- Boström, M. 2013. Fish predation by the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*), Dissertation. *Swedish University of Agricultural Sciences*, pp. 9-19, pp. 27-33.
- Bregnballe, T., Lynch, J., Parz-Gollner, R., Marion, L., Volponi, S., Paquet, J. Y., David N. Carss, D. N. & van Eerden, M. R. 2014. Breeding numbers of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Western Palearctic, 2012-2013. IUCN-Wetlands International Cormorant Research Group Report. - Scientific Report from DCE – *Danish Centre for Environment and Energy*, No. 99, pp. 1-224 <http://dce2.au.dk/pub/SR99.pdf>
- Bremner, J., Rogers, S. I., & Frid, C. L. J. 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series*, 254, pp. 11-25.
- Chevène, F., Dolédec, S., & Chessel, D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater biology*, 31(3), pp. 295-309.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Engström, H. 2001. Effects of great cormorant predation on fish populations and fishery, Dissertation. *Uppsala University*, pp. 1-26.
- Eriksson, B. K., Ljunggren, L., Sandström, A., Johansson, G., Mattila, J., Rubach, A., Raberg, S. & Snickars, M. 2009. Declines in predatory fish promote bloom-forming macroalgae, *Ecological Applications*, vol. 19, pp. 1975-1988.
- Estes, J. A. 1996. Predators and ecosystem management. *Wildlife Society Bulletin*, 24(3), pp. 390-396.

- Finlands miljöcentral. 2019. Merimetsokanta pieneni hieman. (Hämtad 27.2.2020 från: [https://www.syke.fi/fi-FI/Ajankohtaista/Merimetsokanta\\_pieneni\\_hieman%2851198%29](https://www.syke.fi/fi-FI/Ajankohtaista/Merimetsokanta_pieneni_hieman%2851198%29))
- Gagnon, K. 2016. Top-down and bottom-up impacts of the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) on coastal benthic communities in the Baltic Sea, Dissertation. *Turun yliopisto*, pp. 7-29.
- Gagnon, K., Rothäusler, E., Syrjänen, A., Yli-Renko, M., & Jormalainen, V. 2013. Seabird guano fertilizes Baltic Sea littoral food webs. *PLoS One*, 8(4).
- Gagnon, K., Yli-Rosti, J. & Jormalainen, V. 2015. Cormorant-induced shifts in littoral communities, *Marine Ecology Progress Series*, vol. 541, pp. 15-30.
- Gammal, J., Järnström, M., Bernard, G., Norkko, J., & Norkko, A. 2019. Environmental context mediates biodiversity–ecosystem functioning relationships in coastal soft-sediment habitats. *Ecosystems*, 22(1), pp. 137-151.
- Goc, M., Iliszko, L., & Stempniewicz, L. 2005. The largest European colony of great cormorant on the vistula spit (N Poland)—an impact of the forest ecosystem. *Ecological Questions*, vol. 6, pp. 93-103.
- Gogina, M., & Zettler, M. L. 2010. Diversity and distribution of benthic macrofauna in the Baltic Sea: Data inventory and its use for species distribution modelling and prediction. *Journal of Sea Research*, 64(3), pp. 313-321.
- Herman, P. M. J., Middelburg, J. J., Van de Koppel, J., & Heip, C. H. R. 1999. Ecology of estuarine macrobenthos. *Advances in ecological research*, 29, pp. 195-240.
- Karlson, K., Bonsdorff, E., & Rosenberg, R. 2007. The impact of benthic macrofauna for nutrient fluxes from Baltic Sea sediments. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 36(2), pp. 161-167.
- Kristensen, E., & Holmer, M. 2001. Decomposition of plant materials in marine sediment exposed to different electron acceptors (O<sub>2</sub>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, and SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>), with emphasis on substrate origin, degradation kinetics, and the role of bioturbation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 65(3), pp. 419-433.
- Klimaszyk, P. & Rzymski, P. 2016. The complexity of ecological impacts induced by great cormorants, *Hydrobiologia*, vol. 771, pp. 13-30.
- Klimaszyk, P., Brzeg, A., Rzymski, P. & Piotrowicz, R. 2015. Black spots for aquatic and terrestrial ecosystems: impact of a perennial cormorant colony on the environment, *Science of the Total Environment*, vol. 517, pp. 222-231.
- Kolb, G. S., Ekholm, J. & Hambäck, P. A. 2010. Effects of seabird nesting colonies on algae and aquatic invertebrates in coastal waters, *Marine Ecology Progress Series*, vol. 417, pp. 287-300.
- Korpinen, S., Jormalainen, V., & Pettay, E. 2010. Nutrient availability modifies species abundance and community structure of *Fucus*-associated littoral benthic fauna. *Marine environmental research*, 70(3-4), pp. 283-292.
- Korpinen, S., & Jormalainen, V. 2008. Grazing and nutrients reduce recruitment success of *Fucus vesiculosus* L.(Fucales: Phaeophyceae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78(2), pp. 437-444.

- Kotta, J., Lauringson, V., & Kotta, I. 2007. Response of zoobenthic communities to changing eutrophication in the northern Baltic Sea. In *Biodiversity in Enclosed Seas and Artificial Marine Habitats*. Springer, Dordrecht, pp. 97-108.
- Laliberté, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), pp. 299-305.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.
- Lehikoinen, A. 2006. Cormorants in the Finnish archipelago, *Ornis Fennica*, vol. 83, pp. 34-46.
- Lehikoinen, A., Heikinheimo, O. & Lappalainen, A. 2011. Temporal changes in the diet of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) on the southern coast of Finland - comparison with available fish data, *Boreal Environment Research*, vol. 16, pp. 61-70.
- Marmen, M. B., Kenchington, E., Ardyna, M., & Archambault, P. 2017. Influence of seabird colonies and other environmental variables on benthic community structure, Lancaster Sound Region, Canadian Arctic. *Journal of Marine Systems*, 167, pp. 105-117.
- Marion, L. & Le Gentil, J. 2006. Ecological segregation and population structuring of the cormorant *Phalacrocorax carbo* in Europe, in relation to the recent introgression of continental and marine subspecies, *Evolutionary Ecology*, vol. 20, pp. 193-216.
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), pp. 112-118.
- Methratta, E. T. (2004). Top-down and bottom-up factors in tidepool communities. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 299(1), pp. 77-96.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), pp. 867-876.
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., Bellwood, D. R. 2013, A functional approach reveals community responses to disturbances, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 28(3), pp. 167-177.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H. 2019. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Padilla, D. K., & Allen, B. J. 2000. Paradigm lost: reconsidering functional form and group hypotheses in marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250(1-2), pp. 207-221.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology letters*, 5(3), pp. 402-411.



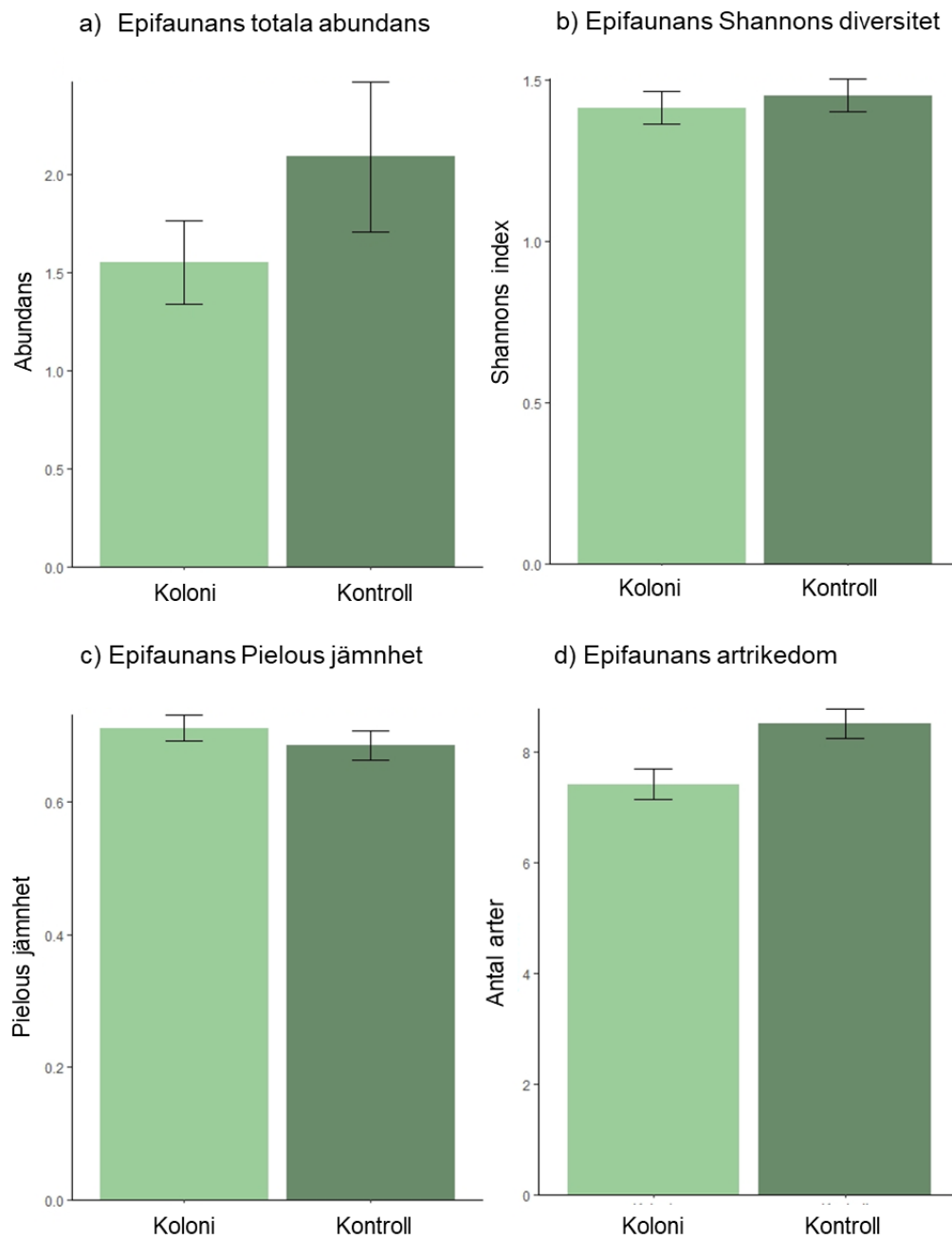
- Palomo, G., Iribarne, O., & Martinez, M. M. 1999. The effect of migratory seabirds guano on the soft bottom community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Bulletin of marine science*, 65(1), pp. 119-128.
- Pielou, E. C. 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *Journal of theoretical biology*, 10(2), pp. 370-383.
- RStudio Team. 2019. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Rudstam, L. G., VanDeValk, A. J., Adams, C. M., Coleman, J. T., Forney, J. L. & Richmond, M. E. 2004. Cormorant predation and the population dynamics of walleye and yellow perch in Oneida lake, *Ecological Applications*, vol. 14, pp. 149-163.
- Rönnberg, C., & Bonsdorff, E. 2004. Baltic Sea eutrophication: area-specific ecological consequences. *Hydrobiologia*, 514(1-3), pp. 227-241.
- Salmi, J. A., Auvinen, H., Raitaniemi, J., Kurkilahti, M., Lilja, J. & Maikola, R. 2015. Perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Sander lucioperca*) in the diet of the great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and effects on catches in the Archipelago Sea, Southwest coast of Finland, *Fisheries Research*, vol. 164, pp. 26-34.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell system technical journal*, 27(3), pp. 379-423.
- Signa, G., Mazzola, A., Costa, V., & Vizzini, S. 2015. Bottom-up control of macrobenthic communities in a guanotrophic coastal system. *PloS one*, 10(2).
- Suominen, T., Kalliola, R., Tolvanen, H. 2007. Exposure of the Finnish coasts -UTU fetch data. Spatial modelling in coastal areas. Turku, University of Turku: UTU-LCC Publications 13. pp. 7–16.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77(2), pp. 350-363.
- Törnroos, A., 2014. Interpreting marine benthic ecosystem functioning in coastal waters: validating the biological trait concept. Dissertation, Åbo Akademi University, pp. 16-44.
- Veber, T., Kotta, J., Lauringson, V., & Kotta, I. 2009. Influence of the local abiotic environment, weather and regional nutrient loading on macrobenthic invertebrate feeding groups in a shallow brackish water ecosystem. *Oceanologia*, 51(4), pp. 541-559.
- Vetemaa, M., Eschbaum, R., Albert, A., Saks, L., Verliin, A., Jürgens, K., Kesler, M., Hubel, K., Hannesson, R. & Saat, T. 2010. Changes in fish stocks in an Estonian estuary: overfishing by cormorants?, *ICES Journal of Marine Science*, vol. 67, pp. 1972-1979.
- Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), pp. 2290-2301.
- Villnäs, A. 2013. Disturbance and ecosystem functioning – the role of changes in benthic biological traits. Dissertation, Åbo Akademi University, pp. 6-48.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.

- Yachi, S., Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 96(4), pp. 1463-1468.
- Zhong, X., Qiu, B., & Liu, X. 2020. Functional diversity patterns of macrofauna in the adjacent waters of the Yangtze River Estuary. *Marine Pollution Bulletin*, 154, 111032.
- Östman, Ö, Lunneryd, S., Bergenius, M. & Boström, M. K. 2012. Do cormorant colonies affect local fish communities in the Baltic Sea?, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 69, pp. 1047-1055.

## BILAGA 1

### Taxonomiska skillnader i epifaunasamhällen mellan skarvkolonier & kontrollöar

För epifaunan observerades ingen signifikant skillnad mellan kolonier och kontroller för varken den totala abundansen ( $p = 0,132$ ; Figur 1a), Shannons diversitet ( $p = 0,590$ ; Figur 1b), Pielous index ( $p = 0,663$ ; Figur 1c) eller den artrikedomen ( $p = 0,130$ ; Figur 1d).

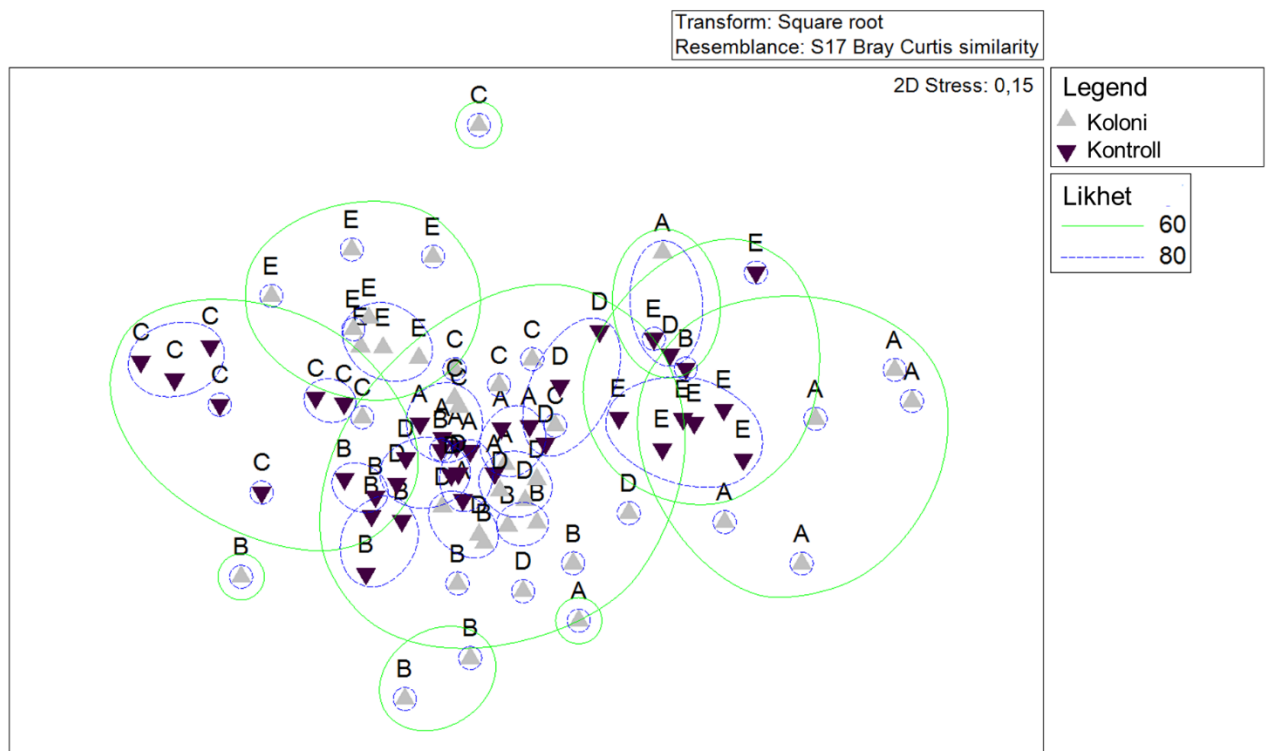


Figur 1. Stapeldiagram över skillnaden i a) den toala abundansen, b) Shannons index, c) Pielous index och d) artrikedomen för epifaunan. Notera skillnader i skalorna

### Skillnader i epifaunans taxonomiska sammansättningen mellan kolonier och kontroller

Enligt PERMANOVA-analysen, noterades en signifikant skillnad mellan områden för epifaunasamhället (Pseudo-F = 13,464, P(MC) = 0,664, Tabell 1) och en signifikant skillnad mellan kombinationen områden och kontroller och kolonier (Pseudo-F = 14,539, P(MC) = 0,001, Tabell 1). Däremot förekom inga signifikanta skillnader mellan endast kolonier och kontroller ( $p=0,664$ , Figur 2 & 3)

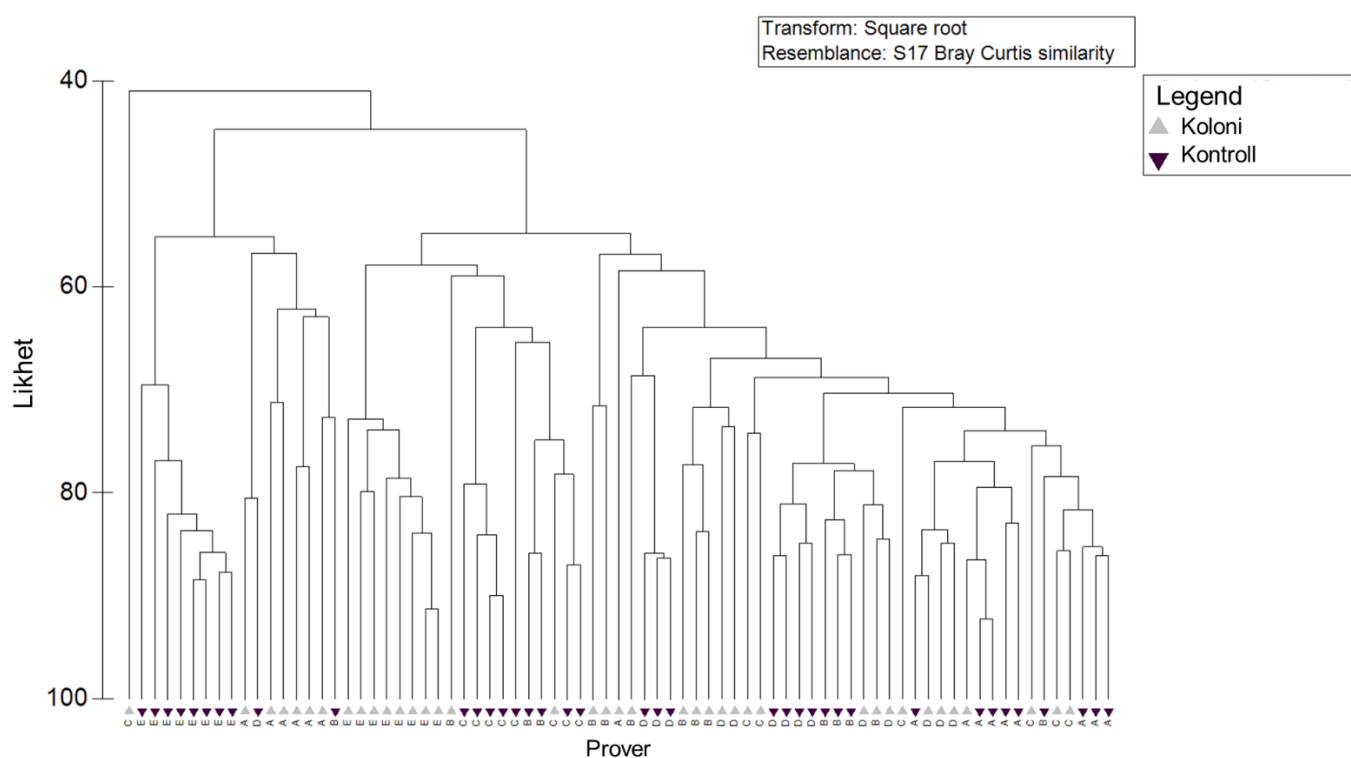
ANOSIM-analysen gav ett signifikant resultat, alltså fanns det en skillnad mellan områden ( $p=0,001$ ). Enligt SIMPER-analysen, fanns det fem olika arter som bidrog till uppbyggnaden av epifaunasamhällena; *Gammarus* spp., *T. fluviatilis*, *Idotea* spp., *Mytilus edulis* och *Cerastoderma* sp. (Tabell 2).



Figur 2. Icke-linjär MDS över lokalerna från epifaunaanalysen, där färgkodningen går enligt kolonier och kontroller (kolonier ljusgrå och kontroller svarta). Område A är Luvia, Område B är Eurajoki/Raumo, Område C är Nystad, Område D är Gustavs och område E är Åboland. Likheten mellan proverna är baserat på resultaten från clusteranalysen (Figur 11).

Tabell 1. Tabell över resultaten från PERMANOVA-analysen för strukturen av epifaunan.

Källa	df	SS	MS	P(perm)	Unika permutationer	P(MC)
Koloni & Kontroll	1	4236,5	4236,5	0,664	994	0,664
Områden	4	25684	6421,1	0,001	999	0,001
Koloni&Kontroll x områden	4	27733	6933,4	0,001	996	0,001
Residualer	67	31952	476,89			
Totalt	76	88921				



Figur 3. CLUSTER-diagram (SIMPER) över likheten mellan epifauna proverna, enligt Bray-Curtis likhet.

Diagrammet är färgkodat enligt kolonier och kontroller, där kolonier är ljusgråa och kontroller är svarta. Område A är Luvia, Område B är Eurajoki/Raumo, Område C är Nystad, Område D är Gustavs och område E är Åboland.

Tabell 2. Resultaten från SIMPER-analysen för de strukturella skillnaderna i infaunasamhällena. De artgrupper som ingår i tabellen förklarar mest den taxonmiska strukturen för samhället.

Grupper	Medel likhet	Artgrupp	Medel- abundans	Medel likhet	Likhet/ SD	Bidragande %
Koloni	67,73	<i>Gammarus</i> spp.	0,52	16,61	2,15	24,53
		<i>Theodoxus fluviatilis</i>	0,41	12,95	2,12	19,12
		<i>Idotea</i> spp.	0,46	12,86	1,51	18,99
Kontroll	47,19	<i>Theodoxus fluviatilis</i>	0,53	18,76	1,76	25,28
		<i>Gammarus</i> spp.	0,42	12,65	2,82	17,05
		<i>Mytilus edulis</i>	0,58	11,36	1,81	15,31
Området Luvia	68,13	<i>Gammarus</i> spp.	0,45	20,79	2,37	30,51
		<i>Theodoxus fluviatilis</i>	0,41	15,87	3,02	23,30
		<i>Idotea</i> spp.	0,24	7,61	1,54	11,17
Området Eurajoki/ Raumo	67,07	<i>Idotea</i> spp.	0,76	17,20	3,12	25,64
		<i>Theodoxus fluviatilis</i>	0,65	15,26	3,08	22,76
		<i>Gammarus</i> spp.	0,68	14,36	2,72	21,41
Området Nystad	69,25	<i>Mytilus edulis</i>	0,97	16,03	2,46	23,14
		<i>Cerastoderma</i>	0,85	11,66	1,25	16,84
		<i>Theodoxus fluviatilis</i>	0,45	10,75	3,78	15,53
Området Gustavs	95,10	<i>Idotea</i> spp.	0,57	16,87	2,33	23,56
		<i>Theodoxus fluviatilis</i>	0,46	15,19	3,30	21,21
		<i>Gammarus</i> spp.	0,37	11,63	4,37	16,24
Området Åboland	96,82	<i>Theodoxus fluviatilis</i>	0,39	21,03	1,30	27,06
		<i>Gammarus</i> spp.	0,43	15,57	4,55	20,04
		<i>Mytilus edulis</i>	0,57	13,78	1,50	17,73

### Miljövariablernas inverkan på epifaunasamhällets taxonomiska skillnader

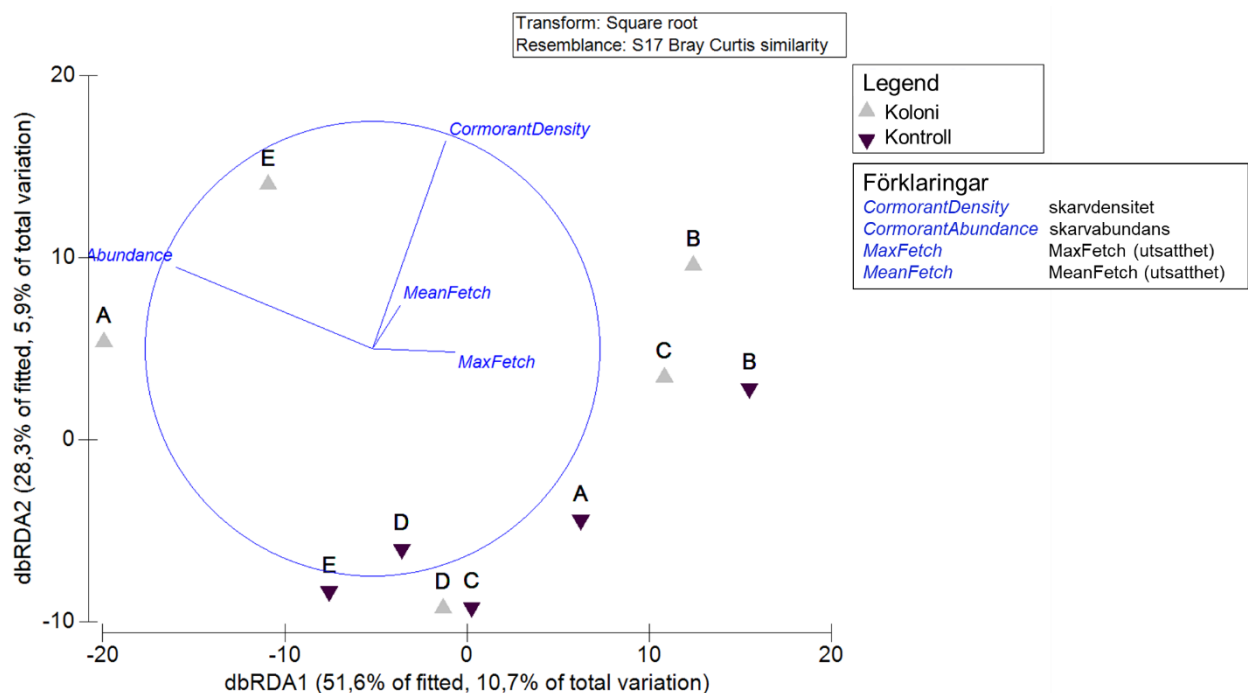
Resultatet från RELATE-analysen var signifikant ( $p = 0,021$ ), alltså förekom det en korrelation mellan strukturen av epifaunasamhället och de undersökta miljövariablerna. Detta framkom i BIOENV-analysen ( $p = 0,001$ ), där den bästa korrelationen utgjordes av skarvabundans och därefter kombinationen skarvdensitet och skarvabundans (Tabell 3). Dock var alla

kombinationer av miljövariabler ytterst lågt korrelerade med epifaunasamhällets struktur (alla under 0,2, Tabell 3).

Enligt DistLM-analysen förekom en signifikant korrelation mellan epifaunasamhället och skarvdensiteten ( $p = 0,004$ ) och skarvabundansen ( $p = 0,002$ ). Ytterligare observerades en signifikant korrelation mellan epifaunasamhället och MaxFetch. ( $p = 0,0473$ ). Skarvabundans verkar påverka kolonierna i område A och E relativt mycket, medan kolonierna i område B och E påverkas mycket av skarvdensiteten (Figur 4). Att resultaten för MeanFetch och MaxFetch inte är signifikanta framkommer också baserat på deras korta axlar.

Tabell 3. Resultatet från BIOENV-analysen, över vilka kombinationer av miljövariabler som korrelerar bäst med de funktionella skillnaderna i infaunasamhället.

Antal variabler	Korrelation	Urval
1	0,279	Skarvabundans
2	0,233	Skarvanundans, Skarvdensitet
1	0,208	Skarvdensitet
3	0,157	MaxFetch, Skarvdensitet, Skarvabundans
3	0,149	MeanFetch, Skarvdensitet, Skarvabundans



Figur 4. En dbRDA-graf över miljövariablerna kopplade till samhällsstrukturen hos epifaunan. Grafen är färgkodad enligt kolonier och kontroller, där kolonier är ljusgråa och kontroller är svarta. Område A är Luvia, Område B är Eurajoki/Raumo, Område C är Nystad, Område D är Gustavs och område E är Åboland.